Annales Mycologici

Editi in notitiam Scientiae Mycologicae Universalis

Vol. XXXVII 1939 **No. 6**

Mykologische Studien.

XVI. Tuberineen-Studien.

Von H. Lohwag, Wien.

(Mit 14 Figuren.)

Seit Vittadini (1831) werden die Tuberaceen mit den Pezizaceen in Beziehung gebracht. Dabei herrscht allgemein die Ansicht vor, dass sich die Tuberaceen aus den Pezizaceen entwickelt haben. Bommer (1896) jedoch ist entgegengesetzter Ansicht. Für seine Auffassung, dass die Pezizaceen aus den Tuberaceen hervorgegangen sind, findet er darin eine Stütze, dass gymnokarpe Pezizaceen in der Jugend angiokarp sind. Demgegenüber sei darauf verwiesen, dass gymnokarpe und angiokarpe Entwicklung bei sehr nahestehenden Pilzen wechselt und die Angiokarpie auf recht verschiedenem Weg erreicht werden kann und daher nicht ohne weiteres eine nähere Verwandtschaft darstellen muss. Es ist doch sicher völlig zu trennen, ob sich ein Fruchtkörper von allem Anfang innerhalb einer Peridie entwickelt oder ob eine Bedeckung durch Verwachsung von Fruchtkörperteilen zustande kommt. Ferner kann der Fruchtkörper selbst gymnokarp sein, indem er einen Becher mit einer oder mehreren Öffnungen darstellt, während seine Schlauchschicht von darüber liegenden Paraphysenbildungen andauernd überdeckt bleibt. Solche Verhältnisse müsste man eher als angioasc bezeichnen. Durch die Bezeichnung angiokarp kommt nicht zum Ausdruck, dass der grösste Teil der Tuberaceenfruchtkörper noch deutlich Becherform zeigt oder sein Inneres durch leere oder mit Geflecht erfüllte Gänge, die oft erst im Laufe der Entwicklung ± dicht verschlossen werden, mit der Aussenwelt in Verbindung steht. Wie schwierig die Trennung der Pezizaceen und Tuberaceen ist, geht daraus hervor, dass gerade völlig angiokarpe Pilze wie *Hydnocystis* von Magnus (1890) und Mattirolo (1900), *Geopora* und *Hydnotryopsis* von Ed. Fischer (1938) aus den Tuberineen ausgeschieden und zu den Pezizaceen gestellt werden. Malençon (1938), der diese Pilze bei den Tuberineen belässt, greift für die Ableitung der Trüffeln *Sepultaria* heraus, welche eine anfangs völlig geschlossene und unterirdisch wachsende Hohlkugel darstellt, die aussen von einem Haarfilz bekleidet und innen vom Hymenium überzogen ist. Infolge der allmählichen Grössenzunahme tritt der Fruchtkörper mit seinem Scheitel etwas aus dem Boden hervor und infolge des Wachstums der Innen- (Hymenial-) Seite reisst er oben lappig auf, die Sternlappen

biegen sich zurück und legen sich dem Boden an. Mit den Trüffeln hat *Sepultaria* das unterirdische Wachstum gemeinsam. Auch das Hervortreten kommt bei ihnen vor. Das Fehlen von Faltungen und Leistenbildungen an der Innenseite kommt (ausser bei *Hydnocystis)* bei *Genea hispidula* vor. Andrerseits zeigen einige Pezizaceenfruchtkörper Runzeln und Falten auf der Hymenialseite. Die völlige Geschlossenheit des Fruchtkörpers ist nach Ausscheidung von *Hydnocystis*, *Geopora* usw. kein Tubercharakteristikum. Das lappige Aufreissen ist jedoch trüffelfremd, bei Pezizaceen hingegen häufig zu finden. Wie wir später sehen werden, kommt *Geopora* in mancher Hinsicht *Sepultaria* nahe.

Die nahen Beziehungen der Tuberaceen zu den Pezizaceen und der auffällige Unterschied der Reifezustände der Fruchtkörper der beiden Gruppen regten zu Gedanken und zu dementsprechenden Untersuchungen an, die vor mehreren Jahren zusammen mit Wiera Skisliewicz durchgeführt wurden. Folgende Probleme leiteten die Arbeit:

1. Wie stellt sich der Becherbau zu den Oberflächenvergrösserungen der Becherinnenseite?

2. Wie ist bei dem Vorliegen einer Becheranlage das Auftreten von vielen Öffnungen zu erklären?

3. Wie kommt mit der Rückbildung des Bechers der Cortex der Fruchtkörper zustande?

4. Wie kommt es zu der unregelmässigen Stellung und Verteilung der Asci?

Im Laufe der Untersuchung ergaben sich noch andere Fragen. Die Grundlagen für die Lösung der Fragen verdanken wir den wertvollen Arbeiten von Bucholtz und Ed. Fischer, die ihre Ergebnisse auch phylogenetisch auswerteten. In vorliegender Arbeit handelt es sich hauptsächlich um morphologische und anatomische Verhältnisse und soll die Hauptaufgabe darin bestehen, das Eindringen in diese Gruppe zu erleichtern. Die Ergebnisse unserer Untersuchungen stehen im Einklang mit denen der eben genannten Forscher und es erscheint daher zunächst nicht dringlich, sich weiter darüber zu verbreiten. Doch soll hier nur auf Folgendes verwiesen werden: Nach Abschluss unserer Untersuchungen erschien die Arbeit Malençon's (1938), der bei *Tuber* bezüglich der Frage 2 zu einer ganz anderen Auffassung kommt, obwohl er die entscheidende Arbeit von Bucholtz kennt und trotzdem auch er den Becherbauplan im *Tuber*-Fruchtkörper annimmt.

Zum besseren Verständnis des Tuberaceen-Fruchtkörpers müssen wir uns genauer mit einem Discomyceten-Fruchtkörper beschäftigen.

1. Entwicklung und Bau eines Discomyceten-Fruchtkörpers.

Wir gehen am besten von einem Fruchtkörper aus, der sich aus einem Archikarp entwickelt. Das Archikarp entsteht bekanntlich am Haplomyzel und besteht aus Stielzellen, aus ein bis mehreren Ascogonzellen und geht

apikal in eine schmälere Trichogyne über, die aus ein bis mehreren Zellen zusammengesetzt ist. Nach Übertritt von Kernen aus dem Antheridium über die Trichogyne in die Ascogonzellen (oder auf andere Weise) treten in letzteren die Kerne zu Paaren zusammen. Bald darauf lässt der Ascogonteil Schläuche auskeimen, in welche mehrere Kernpaare einwandern. Diese Keimschläuche heissen ascogene Hyphen. Auch aus den Stielzellen des Archikarps gehen Hyphen hervor, welche eine Hülle bilden. Sie gehören der Haplophase an, während die ascogenen Hyphen, auch wenn ihre Zellen vielkernig sind, den Beginn der Diplophase darstellen, da entscheidend ist, dass die Kerne gepaart liegen. Beim weiteren Verlauf der Entwicklung verzweigen sich die ascogenen Hyphen und septieren sich reichlich, so dass dann jede Zelle nur ein Kernpaar enthält (Claussen 1912). Die basalen Teile der ascogenen Hyphen, die aus vielpaarkernigen, breiten und langen Zellen bestehen, werden primäre ascogene Hyphen, die aus ihnen hervorgehenden Teile aus kurzen und einpaarkernigen Zellen sekundäre ascogene Hyphen genannt. Nur die letzteren können zur Bildung der bekannten Ascushaken schreiten. Das Kernpaar rückt in den Scheitel des Bogens und teilt sich konjugiert: ein Tochterkernpaar bleibt im Bogenscheitel liegen, ein Kern rückt in die Hakenspitze, der vierte Kern in den Hakenstiel, worauf beide Einzelkerne durch Wände von dem Kernpaar getrennt werden. Durch Anlegen der Hakenspitze an die Hakenbasis und Auflösen der trennenden Hyphenwände kann dann der Spitzenkern zum Basiskern oder umgekehrt wandern, wodurch wieder entsprechende Kerne zu einem Paar zusammentreten. Sowohl diese Zelle wie auch die terminale können wieder zu einem Schlauch mit Hakenbildung auswachsen, in denen sich dieselben Vorgänge abspielen. Endlich bilden sich die Terminalzellen dieser sympodial verzweigten Fadenbüschel nach Verschmelzung des Kernpaares zu je einem Ascus um, in welchem durch mehrfache Teilung mehrere (meist acht) Kerne hervorgehen. Sollen die Asci ein regelrechtes Hymenium mit palisadenartig gestellten Elementen bilden, so müssen die zu Asci sich umbildenden Zellen der sympodialen Büschel in ziemlich gleicher Höhe zur Entwicklung kommen (wie bei einer Trugdolde) und müssen die Asci alle aufwärts gerichtet sein und sich in dieser Richtung verlängern. Dies müssen wir für später festhalten.

Während aus dem Ascogonteil die Diplophase zur Entwicklung kommt, wachsen aus den Stielzellen der Archikarpien Hyphen hervor, hüllen den Sexualapparat ein und erzeugen die Hauptmasse des Fruchtkörpers. Die hinauf wachsenden Hyphen bilden schliesslich eine Palisade, die Paraphysenpalisade, während sich die Zellen im unteren Teil des Primordiums vergrössern und ein pseudoparenchymatisches Geflecht erzeugen. Hiermit ist das Ende der ersten Entwicklungsphase (Corner 1929) erreicht. Die zweite Entwicklungsphase ist durch das Auftreten einer marginalen Wachstumszone gekennzeichnet, durch welche eine Vergrösserung des Fruchtkörpers (somit eine Verbreiterung des Diskus) bewerkstelligt wird.

Nach Corner zieht von den Stielzellen des Archikarps eine Lage fädiger Hyphen schräg aufwärts zum Rand des Fruchtkörpers. Diese Lage nennt er Medulla. Das Ende dieser Schicht, die wir mit einer Trichterfläche vergleichen können, setzt den Wachstumsrand zusammen. Dort werden von ihr sympodial nach innen und nach aussen Hyphen abgegeben. Jene verbreitern die Paraphysenpalisade, diese vergrössern das Geflecht des Bechers, welches mit Lagarde (1906), Trama genannt werden soll, während Corner dieses Geflecht als Cortex bezeichnet. Corner will den Ausdruck Trama nur für solche Fälle gelten lassen, wo dieses Geflecht beiderseits von einem Hymenium bekleidet ist, also bei ähnlichen Verhältnissen, wie sie bei den Lamellen, Röhren usw. der Hymenomyceten vorliegen. Mir scheint diese Einengung des Begriffes Trama nicht gerechtfertigt, da man doch auch von Huttrama spricht, obwohl diese meist nur unten ein Hymenial trägt, oberseits jedoch von einem Deckgeflecht bekleidet ist. Auch ist der von Corner als Cortex bezeichnete Teil in sehr vielen Fällen fleischig und geht nach aussen in ein ± differentes Deckgeflecht über, das allein als Cortex bezeichnet werden darf. Da in einem reifen Fruchtkörper die Grenze zwischen Medulla und Trama verschwimmt, wird es für die Praxis zweckmässig sein, die Medulla zur Trama zu rechnen. Es liegen hier Verhältnisse vor, die sich mit denen der bilateralen Hymenophortrama mancher Boletaceen und Agaricaceen vergleichen lassen. In und parallel zu der Medianebene des Hymenophors läuft das Mediostratum und gibt seitlich die Hyphen der Lateralstrata ab, die sich terminal reichlich verzweigen und das Subhymenium bilden, aus dem sich die Hymenialelemente erheben. Das Mediostratum ist wie die Medulla die Schicht, welche das Wachstum der Hymenophore bewerkstelligt. Wie hier nun Mediostratum und Lateralstratum als Trama zusammengefasst werden, so soll auch die Medulla zur Trama gezogen werden. Es verschlägt auch nichts, dass bei den erwähnten Hymenophoren beiderseits des Mediostratums ein Hymenium liegt, während hier nur oberseits der Medulla. Denn wir haben bei den Hymenophoren am Lamellen- bzw. Röhrenboden die gleichen Verhältnisse (vgl. Lohwag-Peringer 1937). Hier zieht das Mediostratum kontinuierlich weiter und grenzt an einer Seite an die Huttrama und gibt nach der anderen (unteren) Seite das Lateralstratum mit dem Hymenium ab. Natürlich können wir hier nur von ähnlich liegenden Verhältnissen sprechen, auch wenn die Medulla nach beiden Seiten homologe Geflechtslagen liefert: nach oben (innen) ein Geflecht, das mit einer Palisade, der Paraphysenpalisade, abschliesst, nach aussen die Bechertrama, deren abschliessende Deckschicht (Cortex) ganz ähnliche Differenzierungen aufweisen kann wie die Paraphysenpalisade. Alle diese Teile gehören jedoch der Haplophase an (die Asci des Hymeniums werden nicht von der Medulla erzeugt). Das Hymenium der Basidiomyceten ist ein homogenes Geflecht, die Elemente der sympodialen Hymenialbüschel (Basidien, Paraphysen, Hymenialcystiden) gehören wie der ganze Fruchtkörper der Diplophase an. Das Hymenium

des Discomycetenfruchtkörpers setzt sich aber aus den Asci der Diplophase und den Paraphysen der Haplophase zusammen, ist also heterogen. Ebenso lässt sich das Subhymenium mit dem Hypothecium nur insofern vergleichen, als beide die Verzweigungssysteme (unterhalb) der Hymenien darstellen. Im Gegensatz zum homogenen Subhymenium stellt das Hypothecium ein Gemisch zweier Systeme dar: die Verzweigungsregion der ascogenen Hyphen und die der Paraphysenträger. Nur nahe dem Wachstumsrand (Margo) ist der Diskus einheitlich und besteht nur aus der Paraphysenpalisade. Erst später werden Asci in sie eingeschoben. Die ascogenen Hyphen fehlen also nicht nur am Margo, sie bleiben in ihrer seitlichen Ausbreitung noch um ein weiteres Stück zurück. Während die ascogenen Hyphen in der ersten Entwicklungsphase hauptsächlich nach aufwärts wachsen werden, muss mit dem Beginn der zweiten Entwicklungsphase, in der eine Verbreiterung der Diskusscheibe erfolgt, auch bezüglich der Hauptwachstumsrichtung der ascogenen Hyphen eine Veränderung eintreten. Es müssen längs der von der Medulla gebildeten Trichterfläche ascogene Hyphen peripheriewärts wachsen, die als Seitenzweige Hyphen abgeben, die sich unter Verzweigung hinaufschieben und deren Endzellen als Asci in die Paraphysenpalisade eindringen. Die aufsteigenden Äste, die unter den Asci im Hypothecium liegen, sind bei allen cytologischen Untersuchungen beobachtet worden. Die Lage, welche sich parallel zur Medulla ausbreitet, wird zunächst von mir als unbedingt vorhanden vorausgesetzt. Sie wird gewöhnlich von der Medulla nicht scharf zu unterscheiden sein. Wo aber Leisten und Wülste auftreten, die beiderseits von Hymenium bekleidet sind *(Morchella, Tuberaceen)*, dort kann man öfters Hyphenzüge von bestimmter Lage feststellen, deren Zellen sich in der Grösse und eventuell im Farbenton von der übrigen Trama unterscheiden und von denen man allein die Asci entspringen sieht. Ich nenne diese mit der Trama (Medulla) laufenden ascogenen Hyphenteile tramale ascogene Hyphen, die gegen das Hymenium aufsteigenden hypothéciale ascogene Hyphen. Wie man nun einfach von Hypothecium spricht und damit beide Geflechtssysteme dieser Lage umfasst, wie man auch einfach Hymenium sagt, so wird es praktisch sein, die beiden miteinander laufenden Lagen, die Medulla und die tramalen ascogenen Hyphen, zusammenzufassen. Ich bezeichne sie im Gegensatz zu der homogenen Trama (Bechertrama) als heterogene Trama oder, sofern es die morphologischen Verhältnisse erlauben, als Innentrama. Das Geflecht, das allein als Trama nach Corner bezeichnet zu werden verdient, ist gerade immer heterogene Trama, da ja bei beiderseits liegendem Hymenium und dessen heterogenem Aufbau die Trama der Hymenophore (Leisten, Wülste) heterogen sein muss. Es sei also noch deutlich festgestellt, dass nur bei becherförmigen Fruchtkörpern die Existenz von tramalen ascogenen Hyphen angenommen wird, bei Morchellaceen und Tuberaceen, auf solche kommt es aber hier an, sind sie deutlich zu beobachten. Andrerseits ist bezüg-

lich der Becherfrüchte darauf zu verweisen, dass auch rein oberirdisch wachsende Pezizaceen wie *Galactinia*, *Aleuria*, *Plicaria* u. a. anfänglich Hohlkugeln mit einer scheitelständigen Öffnung darstellen, die sich erst später zu Bechern ausbreiten, und dass bei der Auskleidung der ganzen Innenfläche mit Hymenium und bei der Lokalisierung der Archikarpien auch im Kugelstadium tramale ascogene Hyphen vorhanden sein müssen.

Zufälligerweise beschäftigte anlässlich der Trüffelstudien sowohl Malençon als auch uns längere Zeit derselbe Pilz: *Lachnea hemisphaerica*. Malençon lenkt hier die Aufmerksamkeit auf die braune Aussenseite der breit aufsitzenden becherförmigen Fruchtkörper, die durch das braune Haarkleid bedingt ist. An jenen Teilen, welche nicht mit dem Boden in Berührung stehen, sind die Haare kurz, spitz, steif und bilden starre Borsten. An den dem Boden näher kommenden Fruchtkörperteilen verlieren die Haare an Steife, werden wellig, biegsam und weich, an der Basis selbst sind sie sehr lang, haarförmig, nur mehr schwach bräunlich und unterscheiden sich nicht vom Myzel.

Auch uns beschäftigten die Borsten, aber in anderer Hinsicht, und ich möchte unsere Beobachtungen doch erwähnen, wenn sie auch für die späteren Ausführungen nicht von Belang sind. Die Borsten stehen in Büscheln und entspringen je einer Basalzelle, welche mit den Nachbarzellen einen Sockel bildet. Sie sind septiert, sehr steif und in ihrem basalen Teil sehr dickwandig. Da mir die Wand der Borsten mehrschichtig erschien, wurden sie mit konzentrierter Schwefelsäure behandelt, worauf an manchen Stellen 3 getrennte Wandschichten deutlich sichtbar wurden.

Die Sache erscheint deswegen wichtiger, da Brierley (1915) von *Thielavia* berichtete, dass deren Endokonidien auf die Weise entstehen, dass sich die Membran der terminalen Zelle des Konidienträgers in eine äussere und eine innere Schicht spalte, worauf die äussere an der Spitze aufreisst und die Konidie langsam herausgeschoben wird. Während diese Beobachtung von anderen Autoren übernommen wurde, erschien mir der Vorgang unmöglich. Eine Wand lässt sich nur dann längsspalten, wenn sie doppelschichtig angelegt ist. Diese scheinbare Spaltung lässt sich leicht aus der weit verbreiteten Erscheinung erklären, dass sich ein Protoplast innerhalb der ursprünglichen Wand mit einer neuen umgibt. Dies konnte Lehmann (1918) bei der Entstehung der Endokonidien von *Ceratostomella fimbriata* (Ell. and Hals.) Elliott nachweisen und damit Brierley widerlegen. Auch bei manchen Zellteilungen kann sich das Protoplasma jeder der beiden Tochterzellen mit einer eigenen Membran umgeben. Nach Behandlung mit Schwefelsäure trat nicht nur eine Trennung der Schichten der Seitenwand auf, an einer Stelle lösten sich auch die beiden Septenteile voneinander.

Die zwischen den Borstenbüscheln liegende Oberfläche wird von einer Lage eng aneinander schliessender, isodiametrischer Zellen mit verdickten und etwas bräunlich gefärbten Wänden gebildet. Da die Aussenwand

am stärksten verdickt ist, hat diese Lage grosse Ähnlichkeit mit einer Epidermis. Ich nenne ein solches Deckgeflecht (1940) epidermoidalen Paracortex.

Während bei vielen Pezizaceen das Myzel basal lokalisiert ist, auch an einen rudimentären Stiel ansetzen kann, ist bei *Sepultaria* die ganze Aussenseite von braunen, biegsamen, sich im Boden myzelartig ausbreitenden Hyphen bekleidet, daher Malençon von einem amphigenen und diffusen Myzel spricht.

2. Lage der Mundöffnung.

Eine gleiche Umhüllung besitzt *Hydnocystis*. Einige steife Haare, welche an die Borsten von *Lachnea* erinnern, stehen nahe der Mundöffnung. Auf einen bedeutenden Unterschied weist Malençon hin: *Hydnocystis* hat die Mundöffnung basal, sie ist also „eine *Lachnea*, die mit dem Scheitel nach unten gewendet ist". Malençon erklärt diese Erscheinung folgendermassen: Alle oberirdischen Discomyceten müssten wegen der Abschleuderung der Sporen den Fruchtkörper streng negativ geotropisch entwickelt haben und ein inverser Fruchtkörper wie z. B. *Cyphella* unter den Basidiomyceten sei hier nicht möglich. Bei den unterirdischen Trüffeln finde kein Ausschiessen der Sporen statt, daher sei für sie eine Orientierung des Hymeniums gleichgültig und seien daher umgestürzte Fruchtkörper möglich.

Ich möchte hier nur kurz darauf verweisen, dass in den Gruben der *Morchella*-Köpfe manche Schläuche auch horizontale und nach abwärts gerichtete Stellung einnehmen, dass auch bei den vielfältig gebogenen Hüten der *Helvella*-Arten Asci mit inverser Lage vorkommen. Bei geotropen Bechern kann schräge oder horizontale Stellung der Schläuche durch phototropische Krümmung der Schlauchspitze, wie Buller (1934) bei *Sarcoscypha* zeigte, paralysiert werden. Bei der reichlichen Wulstbildung, die zu sehr engen und oft abgeschlossenen Räumen führt, kann es zu dieser Erscheinung nicht kommen. Doch ist nicht einzusehen, wieso unter diesen Umständen die Mundöffnung gerade basal zur Entwicklung kommen soll, es wäre vielmehr bei ihr eine beliebige Lage eher zu verstehen. Denn unterirdisch wachsende Pilze können leicht durch unüberwindliche Hindernisse aus ihrer normalen Stellung gebracht werden. Malençon führt an, dass er selbst zahlreiche Exemplare von *Pachyphloeus citrinus* mit seitlichem Ostiolum, ja Fälle mit ausgesprochen inferem Ostiolum beobachtet habe, dass er *Hydnocystis Beccarii* mit seitlicher und apikaler Öffnung und ähnliche Schwankungen bei *Genea sphaerica*, *G. hispidula*, *Pachyphloeus melanoxanthus*, *P. conglomeratus*, *Tuber excavatum* gefunden habe. Trotzdem hält er aber die Fruchtkörper mit basaler Mündung für so gut fixiert wie die mit apikaler Mündung, so dass die erwähnten Fälle als Ausnahmen zu betrachten seien.

Morphologisch ist eine fixe, basale Lage der Mundöffnung eine schwer zu erklärende Erscheinung. Daher hat sich schon Bucholtz (1910) mit

ihr eingehend beschäftigt und die Angaben in der Literatur über das Auftreten einer basalen Grube insbesondere bei *Hydnocystis*, *Stephensia* und *Aschion* überprüft. Er fand, dass die Angaben von Vittadini 1831, Tulasne 1862, Magnus 1890, Hesse 1890—94, Ed. Fischer 1897, Mattirolo 1900 unsicher und oft einander widersprechend sind, so dass er daran zweifelt, dass es wirklich Tuberaceen mit basal gelegener Öffnung gibt. Dem stehen die jüngsten Beobachtungen von Malençon entgegen und wir haben keinen Grund, ihnen keinen Glauben zu schenken. Vielleicht lassen sich diese Gegensätze durch die Tatsache überbrücken, dass Fruchtkörper, die sehr oberflächlich in lockeren Humusschichten wachsen, sehr leicht durch wühlende Tiere oder andere Faktoren eine Lageänderung erfahren können und tiefer in festem Boden sich entwickelnde Fruchtkörper (Lohwag 1932) sehr schwer in völlig unveränderter Lage herauszuholen sind.

Die grosse Bedeutung des Problems erhellt daraus, dass Malençon (1938) *Tuber* zu den Trüffeln mit basaler Mundöffnung zieht. Daher sind die Ausführungsgänge an der ganzen Oberfläche der Fruchtkörper nach ihm als sekundär entstandene Durchbrüche anzusehen. Dies bedeutet einen fundamentalen Gegensatz zu den von Bucholtz bei *Tuber* gefundenen Verhältnissen, mit denen wir unsere Beobachtungen in Einklang bringen können. Wir kommen später noch darauf zurück.

Um das Öffnen der Becher und andere Erscheinungen leicht verständlich zu machen, geht Malençon von *Galactinia badia* und *Aleuria vesiculosa*, typischen operkulaten Pezizaceen, aus. Sie stellen in der Jugend einen sehr kleinen, kreiselförmigen Fruchtkörper dar, der auf der Oberseite ein embryonales Hymenium trägt. Zuerst entwickelt sich der tramale Becher (Receptaculum) sehr rasch, während das Hymenium erst später seine Entwicklung beginnt. Da die Aussenseite des Fruchtkörpers rascher als die Innenseite wächst, nimmt der Pilz eine fast kuglige Becherform an. Hierauf vergrössert sich durch Einschieben der Asci die Fläche des Hymeniums, während die Wachstumsenergie des Bechers immer mehr abnimmt. Infolgedessen öffnet sich der Becher allmählich und flacht sich ab, ja er kann sich im weiteren Verlauf sogar umrollen. Bei wachsartig gebrechlichen Formen kommt es zu Zerreissungen. Bei Formen mit elastischem Geflecht wie *Bulgaria inquinans* kann es zu einer konvexen Hymeniumfläche ohne Zerreissungen führen, bei sehr konsistenten Formen wie *Discina* und *Disciotis (D. venosa)* kommt es durch die Oberflächenvergrösserung des Hymeniums zu einem Netz von vorspringenden Falten.

Es wirkt sich also bei den Discomyceten die Flächenvergrösserung des Hymeniums in Formveränderungen, Zerreissungen oder Faltenbildung aus (Malençon).

Noch bevor wir zu der daraus abgeleiteten Faltenbildung bei den Tuberaceen übergehen, möchte ich schon hier bemerken, dass der Vorgang nicht so rein mechanisch vor sich geht, dass also nicht bloss die

Einschiebung von neuen Asci die Abflachung der Becher und deren Ausbreitung, noch weniger aber die Faltenbildung bewirkt. Es müsste doch dann bei der gleichzeitigen Explosion vieler Asci, die sich im Entweichen ganzer Staubwolken, im „Stäuben", kundgibt, ein merkbares Zurückgehen der Bewegungen und der Faltungen eintreten. Ein Zusammengehen der Sternlappen lässt sich bei *Urnula geaster* feststellen, eine Glättung von Falten nach dem Stäuben ist aber nirgends zu beobachten. Es muss daher bei diesen Gebilden auch die Bechertrama aktiv beteiligt sein. Bei reiner Vergrösserung des Hymeniums allein und starrer Beschaffenheit der Bechertrama müsste es sonst zu Abhebungen des Hymeniums kommen. Ist also schon bei Faltenbildung eine Vergrösserung auch der Bechertramafläche notwendig, so muss dies bei der zweiten Art der Oberflächenvergrösserung, nämlich bei der massiven Wulstbildung, unbedingt das Primäre sein. Die Alveolen bei *Morchella* können auf keinen Fall durch einfache Vergrösserung der Hymeniumfläche entstehen. (Dies liesse sich höchstens noch für die *Helvella*-Falten annehmen.) Bei *Morchella* handelt es sich um leistenförmige Erhebungen, die deutlich durch aktives Wachstum bestimmter Züge hervorgehen. Die Schneiden der Leisten sind manchmal wie viele Schneiden von Lamellen und Röhren nicht von Hymenium überzogen, sind also Wachstumsregionen.

Nach meiner Meinung muss man zwischen Falten und Leisten wohl unterscheiden, was meistens nicht der Fall ist.

3. Hohle Falten und massive Leisten (Wülste).

Das Wort Falte wird im Deutschen auch dort verwendet, wo es sich um massive Erhebungen handelt. Um uns verständlich zu machen, müssen wir den Begriff Falte einengen. Seiner ursprünglichen Bedeutung gemäss kann darunter nur ein Gebilde verstanden werden, das einer Kleider- oder Tuchfalte entspricht, d. h. die Schenkel einer Falte überdachen als Seitenflächen einen schlitzförmigen Raum. Zur besseren Unterscheidung setze ich bei Falte noch das Wort hohl hinzu. Eine Leiste hingegen ist eine massive Verdickung eines streifenförmigen Teiles. Während Auffaltungen von der entgegengesetzten Seite betrachtet als Einfaltungen erscheinen, ist diese Seite bei Leisten gar nicht (oder nur wenig) gefurcht. Solche massive Leisten besitzt der Kopf von *Morchella*. Sie sind nach meiner Meinung nicht aus Falten entstanden. Die gegenteilige Ansicht findet man z. B. bei Gäumann (1926): „... bei den Morcheln prägen sich diese Falten noch stärker aus; sie legen sich mit ihrer Innenseite allmählich aneinander und entwickeln sich dadurch zu messerschneidenartigen Gräten und Leisten. Die Rücken dieser Gräten sind steril". Gerade diese letzterwähnte Erscheinung lässt mich an der Ableitung aus Falten zweifeln. Die Erscheinung, dass Lamellenschneiden steril sind, erklärt sich daraus, dass während des Wachstums an dieser Kante die Verbreiterung erfolgt. Natürlich ist bei Abschluss des Wachstums auch hier ein Abschluss durch Hymenial-

elemente möglich, wie es auch bei den *Morchella*-Leisten der Fall sein kann. Die Stacheln der Hydnaceen werden ausnahmslos als durch aktives Wachstum entstandene Gebilde angesehen, die Verlängerung derselben erfolgt an der wachstumsfähigen Spitze. Aus den Stacheln haben sich die Röhren und aus diesen die Blätter entwickelt (Lohwag 1926 b), es handelt sich also in allen Fällen nicht um Faltengebilde. Bei Entstehung der *Morchella*-Leisten aus Falten sollte doch das Innere derselben einen ähnlichen Aufbau zeigen wie die Trama der Wand des Kopfes, was aber in bestimmten Fällen sicher nicht zutrifft.

a) Falten.

Die Faltenbildung finden wir auch bei den Tuberaceen. Bei *Geopora* ist sie sehr auffällig. Beim Durchschneiden mancher Arten glaubt man zunächst braune Venae externae, die tief in den Fruchtkörper hineinreichen, zu sehen, doch stellt sich bei näherem Zusehen heraus, dass es die braunfilzige Cortexbekleidung ist, welche auch die Falten kontinuierlich überzieht. Der Fruchtkörper zeigt dabei keine Öffnung, stellt also eine stark eingefaltete Hohlkugel dar. Ed. Fischer (1898) weist auf die grosse Ähnlichkeit mit *Hydnocystis* hin, welche sich eigentlich von *Geopora* „nur dadurch wesentlich unterscheidet..., dass die Wandung nicht eingefaltet erscheint", und Magnus (1890) zog *Hydnocystis* infolge der Ähnlichkeit mit *Sarcosphaera sepulta* zu den Pezizaceen. Rehm schrieb 1894 Hennings (1898), der ihm eine *Geopora* übersendet hatte, dass es sich um einen später sich öffnenden Discomyceten, und zwar um *Sepultaria arenosa* Fuck., *S. arenicola* Lév. oder eine verwandte Art handelt und dass nur besondere Wachstumsverhältnisse, wie Bodenbeschaffenheit, die Faltenbildung bewirkte. Dies dürfte wieder Lindau (1897) dazu veranlasst haben, bei *Sarcosphaera sepulta* (Fr.) Schroet. zu schreiben: Bisweilen öffnet sich, vielleicht wenn die Bodendecke darüber zu dick ist, der Fruchtkörper nicht, sondern das Hymenium bildet, indem es sich vergrössert, Falten und Ausbuchtungen; das kugelige Gebilde sieht dann einer Tuberacee äusserlich ähnlich.

Aus alledem geht die nahe Verwandtschaft dieser Pilze deutlich hervor und es ist daher nicht verwunderlich, dass Ed. Fischer (1938) auch *Geopora* zu den Pezizaceen stellt. Es scheint damit zunächst eine saubere Trennung der ± hypogaeischen Pezizaceen von den Trüffeln bewerkstelligt zu sein: Bei ersteren Falten-, bei letzteren Wulstbildung, Ich glaube jedoch, es geht nicht, *Geopora* von den Tuberaceen zu trennen. Denn aus Fischers Arbeit (1908) ist zu ersehen, dass innerhalb der Gattung *Geopora* der Schritt von reiner Faltenbildung bis zu erheblicher Wulstbildung erfolgt. Nach Ed. Fischer (l. c.) lassen sich unter dem Namen *Geopora* Harkness (1885) alle jene hypogaeen Ascomyceten vereinigen, welche ähnlich wie *Hydnocystis* eine innen von Hymenium ausgekleidete, geschlossene Hohlkugel darstellen, bei denen aber die Fruchtkörperwandung stark nach

innen eingefaltet ist. Ausser diesen Einfaltungen können noch hymeniumüberzogene Leisten nach innen vorspringen: „letzteres ist der Fall bei der Form, welche ich (1898) *Geopora Michaelis* genannt habe, während bei *G. Cooperi* Harkn. (1885) und *G. Schackii* Hennings (1898) solche Leisten ganz oder fast fehlen dürften" (Fischer l. c.).

Nach Ed. Fischer (1898) zeigt die beinahe glatte Oberfläche von *Geopora Michaelis* zahlreiche Wülste und tiefe Falten. Beim Durchschneiden „fällt aber auf, dass die Falten viel zahlreicher und tiefer sind, als man dies bei Betrachtung von aussen erwarten sollte. Es rührt dies davon her, dass sich an der Bildung dieser Falten nicht immer die ganze Wandung, sondern nur das Hymenium (H) (Fig. 1) und das unmittelbar darunter-

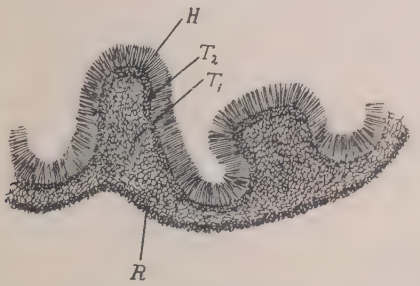


Fig. 1. *Geopora Michaelis* Ed. Fischer. Nach Ed. Fischer 1898. Schnitt durch die Fruchtkörperwand. H = Hymenium, T_2 = „Schicht von sehr dicht verflochtenen Hyphen". Nach meinen Erfahrungen umfaßt sie das Hypothecium und die heterogene Trama. T_1 = Becher-Trama, zwei Wülste bildend. R = Rindenschicht.

liegende Tramageflecht (T) beteiligt, während an der betreffenden Stelle die Aussenseite der Wandung zuweilen nur eine schwache oder gar keine Einbuchtung erkennen lässt". In unserer Ausdrucksweise sind die in Fig. 1 wiedergegebenen Gebilde nicht Falten, sondern Wülste, die zwar gegenüber den bei diesem Pilz gleichfalls auftretenden, sehr tiefen, echten Falten zurücktreten, aber zweifellos Wucherungen der Trama darstellen. Bei einer *Geopora* no. 207 (aus San Franzisko) bemerkt nun Ed. Fischer (1908), dass die Einfaltungen der Wandung bei weitem weniger tief sind, dass aber hier eigentliche Vorsprünge (Fischer gebraucht dieses Wort ebenfalls gesperrt und setzt die Gebilde dadurch sehr deutlich in Gegensatz zu Falten) der Fruchtkörperwand mehr oder weniger stark in den Hohlraum vorragen. Eine weitere Steigerung in der Grösse der Vorsprünge sieht Fischer (1908) bei seiner *Geopora* no. 207a, wodurch die Zwischenräume viel enger werden, „so dass man auf den ersten Blick mehr den Eindruck von labyrinthisch verlaufenden Gängen erhält". Interessanterweise sind die Paraphysen kürzer als die reifen Asci. Dies sieht zunächst wenig trüffelartig aus, da bei den meisten Tuberaceen die Asci von den Paraphysen weit überragt und durch oft mächtige Epitheciumbildungen

derselben übermauert werden. Wenn man nun einerseits sieht, dass bei *Geopora Michaelis* die Paraphysen die Asci beträchtlich (Ed. Fischer 1898) überragen, dass andererseits bei *Labyrinthomyces Steenisii* Boedijn (1939) die reifen Asci dreimal so lang als die Paraphysen sind (Fig. 2), so wird man zu der Überzeugung kommen, dass nicht so sehr das Begrabenwerden der Asci durch Paraphysenbildungen trüffelecht ist, sondern das Verlorengehen

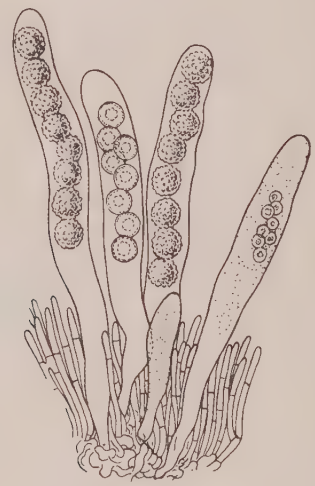


Fig. 2. *Labyrinthomyces Steenisii* Boedijn. × 100. Nach Boedijn 1939. Asci viel länger als die Paraphysen.

der auf einander abgestimmten Grössenverhältnisse der beiden Hymenialelemente, ferner dass beide Extreme bei der dauernden Abgeschlossenheit der Hymenien der Tuberaceen vollständig bedeutungslos sind, dass jedoch bei Hymenien von Discomyceten die Begrabung der Asci die Sporenausschleuderung behindern, das weite Hervortreten der Asci wieder andere Nachteile haben würde und solche Formen daher gegenüber denen mit „normalen" Hymenien wenig Aussicht auf Bestand hätten.

In dieser Beleuchtung erscheint uns auch die Kürze der Paraphysen der letzterwähnten *Geopora* ganz und gar nicht gegen ihre Trüffelnatur zu sprechen.

Nun kommt noch eine weitere interessante Erscheinung dazu. Malençon (1938), der gleichfalls auf den Verlust der Grössenabstimmung von Asci und Paraphysen hinweist und u. a. gerade bei *Geopora* auf kürzere *(G. magnifica)*, ziemlich gleichlange *(G. Harknessi)* und längere Paraphysen *(G. Michaelis)* aufmerksam macht, hebt hervor, dass bei *Geopora* u. a. die Schläuche noch langzylindrisch und ziemlich gleich gestaltet sind und in einem monostraten Hymenium liegen, dass sie sich aber nicht mehr öffnen und kein Operculum haben. Nur bei *Geopora Michaelis* sei davon heute

noch eine Spur vorhanden, die sich in Form einer zarten, horizontalen, nicht aufreissenden Furche an der Schlauchspitze zu erkennen gebe, was er mit Recht für einen Beweis für die innigen Beziehungen der Hypogaeen mit den operkulaten Discomyceten hält.

Abschliessend kehren wir noch einmal zu unserer Fig. 1 zurück, zu welcher Ed. Fischer (1898) näher ausführt, dass unter dem Hymenium eine Schicht von sehr dicht verflochtenen Hyphen (T_2) liegt, welche allen Einfaltungen und Biegungen der ersteren folge und dabei stets ungefähr denselben Durchmesser beibehalte. (Sie wird wohl nicht nur das Hypothecium, sondern auch die heterogene Trama umfassen.) Dann folgt nach aussen lockeres Geflecht (T_1), „welches gewissermassen als Ausfüllungsmasse der Falten dient". (Es ist die Trama, durch deren Wucherung es zu den Wülsten, Vorsprüngen, aber nicht Falten in unserem Sinne, kommt. Es verschlägt gar nichts, dass die Scheitel der Wülste nicht steril erscheinen.) Zu äusserst liegt nach Fischer eine pseudoparenchymatische Rinde (R), die zwar kurze, dicke Zellen vortreibt, aber keine eigentlichen Haare ausbildet.

b) Wülste und Leisten.

Unter den allseits als Tuberaceen anerkannten Hypogaeen zeigt sich mässige Wulstbildung bei *Stephensia bombycina* (Vitt.) Tul., *Genea verrucosa* Vitt. und *Gyrocratera Ploettneriana* Hennings. Bei allen ist noch die Becherform wohl ausgeprägt und somit auch eine deutliche Mundöffnung ausgebildet. Der Innenraum des Bechers wird durch die Wulstbildung verkleinert.

Stephensia bombycina besitzt einen glatten, etwa 150—230 μ dicken, gelbbraunen, pseudoparenchymatischen Cortex, der besonders in der Jugend mit hellbraunen Haaren überkleidet ist. Innerhalb desselben liegt die lockere, luftführende Bechertrama, an die sich die dicht verflochtene Innentrama anschliesst. Der Innenraum des Bechers ist mit einem lockeren Hyphengeflecht erfüllt, das aus ausgewachsenen Paraphysen besteht.

Genea verrucosa Vitt. wurde an Material studiert, welches das musée d'histoire naturelle, Paris, in dankenswerter Weise übermittelt hatte. Es war determiniert als *Genea verrucosa* var. *badia* Mattirolo.

Hier bildet das Epithecium eine Rindenschicht aus, die dem Cortex des Bechers so ähnlich sieht, dass man zuerst Mühe hat, die beiden Seiten voneinander zu unterscheiden. Der Cortex skulpturiert sich pyramidenartig, wodurch sich bei makroskopischer Betrachtung die Rinde als rauh darstellt. Die Elemente sind ziemlich weitlumig, die äussersten sind dickwandig und braun gefärbt. Unterhalb liegen zartwandigere Zellen, die den Übergang zur Trama bilden. Diese ist etwa zweimal so breit wie der Cortex. Das pseudoparenchymatische Epithecium skulpturiert sich ebenfalls pyramidenförmig.

Hier zeigt sich im Verlaufe unserer Darstellung zum erstenmal die grosse Ähnlichkeit von Epithecium und Cortex. Sie kann uns nicht überraschen, da die beiden Schichten einander homolog sind: Die Medulla bildet, wie wir oben ausgeführt haben, nach aussen Bechertrama, die mit einem Cortex abschliesst und nach innen das Paraphysengeflecht, das hier ein Epithecium mit abschliessendem Cortex differenziert. Interessant ist jedoch, dass hier ein Epithecialcortex, so soll kurz diese Schicht genannt werden, zur Ausbildung kommt, obwohl hier der Becher noch in voller Entwicklung ist, so dass eine kleine Mundöffnung vorliegt, daher die Oberfläche der Wülste im Innern der Kugel liegt und daher einer mächtigen Epitheciallage und eines Cortex gar nicht bedarf. Die Schläuche sind bei *Genea* noch zylindrisch. So zeigt diese Gattung ausgesprochene Pezizaceeneigenschaften (Becher und Ascus-Form), durch die Wulstbildung und die Übermauerung des Hymeniums ist sie aber schon eine echte Trüffel. Die palisadenartige Stellung der Paraphysen, die sich oft noch bei einem pseudoparenchymatischen Epithecium in der reihigen Anordnung der Zellen kundgibt, ist eine Eigenschaft dieses Geflechtes, die es unabhängig vom Geotropismus, Ascushymenium u. a. besitzt. Sehr viele Bekleidungen steriler Fruchtkörperteile zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit Paraphysen. So sind oft die Stiele von Discomyceten mit einer ähnlichen Palisade überkleidet und wenn diese dann durch starke Vergrösserung der darunter liegenden Tramazellen in Büschel zerlegt wird, so ergibt sich daraus die kleiige Bekleidung dieser Fruchtkörperteile.

Die Ausbildung eines pseudoparenchymatischen Epitheciums veranlasste Mattirolo (1900), bei *Genea verrucosa* eine angiokarpe Hymenialentwicklung zu sehen und daher eine nahe Beziehung zu *Eutuber* abzulehnen.

Dass die Anlage angiokarp ist, darüber besteht kein Zweifel. Doch ist zu bedenken, dass auch die Asci gymnokarper Formen, die in eine Paraphysenpalisade hineinwachsen, ebenso angelegt werden, dass es also von der Entwicklung eines besonders geformten Epitheciums abhängt, ob einem die Entwicklung als angiokarp erscheint. Eine Paraphysenschicht allein kann nicht die Bezeichnung angiokarp rechtfertigen und doch werden wir später sehen, dass bei den Trüffeln Fälle vorkommen, wo die Schläuche nicht mehr in die Paraphysenpalisade hineindringen, mithin von dieser bedeckt werden und bleiben und dann die Paraphysenpalisade indirekt die Angiokarpie bewirkt. Es zeigt sich hier die oben erwähnte Unklarheit des Ausdruckes angiokarp. Denn diese Bezeichnung wird angewendet sowohl für den Fall, dass der Becherrand an der Mundöffnung zusammenwächst, als auch für den Fall eines ausgesprochenen Epitheciums und endlich für die Fälle, wo durch Verwachsungen der Wulstenden geschlossene Kammern entstehen.

So richtig also die Bezeichnung angiokarp bezw. angioasc für die Ausbildung des Hymeniums bei *Genea* ist, so wenig kann uns gerade diese Bezeichnung verleiten, *Genea* deshalb als weit abstehend von *Eutuber*-Arten

zu halten, da diese durch die starke Wulstbildung, durch Verschluss der Ausführungsgänge, durch Entwicklung der Asci unter der Paraphysenpalisade und auch des Geflechtos der Venae externae gewiss noch angiokarper sein können. Gerade die verstärkte Angiokarpie bei *Tuber* führt uns zu derselben Auffassung, dass *Genea* nicht nahe zu den *Eutuber*-Arten zu stellen ist. Dagegen sprechen ja auch noch andere Eigenschaften.

Bei *Gyrocratera* (Ed. Fischer 1900) mit stets einer Mundöffnung geht die Hymenialpalisade am Rande allmählich in die Cortexschicht über, indem die Asci gegen den Rand der Mundöffnung hin immer spärlicher werden, bis die Palisade nur aus Paraphysen besteht und so den Übergang vollzieht. Dies erinnert uns an *Genea verrucosa*, bei welcher der Becher-cortex und der Epithecialcortex sehr ähnlich sind. Nun ist zwar das Epithecium eine Lage, die nicht identisch ist mit der Paraphysenpalisade, doch geht es aus dieser hervor.

Für beide Fälle *(Genea* und *Gyrocratera)* passend lassen sich die Verhältnisse so ausdrücken: Die von Paraphysen gebildeten Geflechtsteile können in Cortexbildungen übergehen.

Beim Epithecium ist diese Umbildung leichter durchführbar, da es ein homogenes Gebilde des Gametophyten ist, also wie der Tramacortex nur der Haplophase angehört. Die Hymenialschicht ist nur vor der Einschiebung der Asci homogen haplontisch, nachher stellt sie ein heterogenes Gemisch dar. Wir wissen aber bereits, dass auch bei Discomyceten nur die Medulla bis an den Margo reicht, die tramalen ascogenen Hyphen immer etwas hinter der Wachstumszone zurückbleiben, so dass der Diskusrand auch bei *Peziza*-Fruchtkörpern zunächst nur aus Paraphysen besteht. Damit ist der Übergang zu Cortexschichten am Margo möglich und verständlich.

Die zentrale Höhle der in diesem Abschnitt besprochenen Pilze ist im allgemeinen als hyphenarm bis hyphenleer zu bezeichnen. *Genea* ähnlich ist die Hypogaee, die Bucholtz als *Pseudogenea Vallisumbrosae* benannte und die Fischer zu *Myrmecocystis* zählt. Der hohle Fruchtkörper besitzt eine oder einige wenige rundliche oder spaltenförmige Öffnungen und ist innen und aussen von einem pseudoparenchymatischen höckerigen Cortex bekleidet. In den Hohlraum stossen nur einige niedrige Wülste vor, so dass es nicht zur Bildung labyrinthischer Gänge kommt. Am Rande geht auch hier der äussere Cortex allmählich in den inneren über. Die zylindrisch-keuligen Asci und die Paraphysen sind palisadenförmig gestellt, doch ist die Hymenialschicht nicht kontinuierlich, sondern weist Unterbrechungen auf. Wenn hier an jeder Unterbrechungsstelle ein Wulst in Erscheinung treten würde, würde die Erscheinung ohne weiteres so zu erklären sein, dass diese Stellen Wachstumszonen darstellen, deren Endteile natürlich steril sind. Nach Bucholtz (1901) kommen diese Unterbrechungen der Hymenialschicht „gewöhnlich, jedoch nicht immer an Stellen vor, welche sich in den Hohlraum hineinerheben". Nach diesen Worten stehen sie mithin doch in den meisten Fällen mit den Wulstbildungen in Zusammen-

hang. Für die Ausnahmsfälle erscheint die Annahme nicht unmöglich, dass die zugehörigen Wülste durch den Schnitt nicht getroffen wurden. Doch erwähnt Bucholtz, dass er bei einer diesbezüglichen Nachprüfung auch bei *Genea verrucosa* Vitt. (Fig. 3), *G. vagans* Matt. und *G. Klotzschii* Berk.

Fig. 3. *Genea verrucosa* Vitt. × 8. Nach Bucholtz 1903. Die Unterbrechungen des Hymeniums stehen in Zusammenhang mit Wulstbildung. Rechts eine Verwachsung eines Wulstendes mit der Becherrama.

Unterbrechungen des Hymenials feststellen konnte. Wie sich deren plattige Vorsprünge dazu verhalten, erwähnt er jedoch nicht.

Was die Mundöffnung anbelangt, so werden von Bucholtz (1901, Fig. 1) drei ± rundliche und eine gezackte, spaltenförmige gezeichnet. Letztere könnte auch ein Riss sein. Da aber Bucholtz erwähnt, dass am Rande ein Übergang des inneren in den äusseren Cortex erfolgt und als Ränder die Mundöffnungsränder anzusehen sind, so können gezackte Öffnungen nur so zustande kommen, dass ein unregelmässig gelappter Rand zugrunde liegt, der stellenweise nicht zum Schluss gelangt ist, daher mehrere und auch gezackte Stellen offen lässt.

Ed. Fischer (1908) zieht *Pseudogenea* zu *Myrmecocystis*, deren von ihm untersuchte Art *cerebriformis* Harkn. Fruchtkörper von ca. 1 cm Durchmesser und unregelmässiger Gestalt besitzt. „Was namentlich auffällt, das sind die zahlreichen, fast halbkugeligen Höcker, deren Durchmesser ca. 2 mm betragen mag und welche durch tiefe Falten gegeneinander abgegrenzt sind. Es kommt auf diese Weise ein Habitus zustande, der etwas an *Genea verrucosa* erinnert." Aus dem Durchschnittsbild (Fig. 4)

Fig. 4. *Myrmecocystis cerebriformis* Harkn. × 8. Nach Ed. Fischer 1908. Fruchtkörper im Durchschnitt. Mehrere eingerollte (und scheinbar einige verwachsene) Wachstumsränder.

sieht Fischer, „dass der Fruchtkörper innen eine durch Vorwölbungen der Wandung ziemlich kompliziert gestaltete Höhlung besitzt, die an mehreren Stellen am Grunde der erwähnten Falten nach aussen aus-

mündet". Nach dieser Abbildung müsste ein gelappter Fruchtkörper vorliegen, dessen Lappenränder sich stark einrollen und sogar miteinander verwachsen können, ausserdem scheinen noch wulstige Erhebungen vorhanden zu sein. Ein Schnitt durch eine der voneinander gesonderten Hymenialpartien (Fig. 5) zeigt die starke Überwölbung derselben am Rande (e) durch die Trama (Tr). Diese Partien sind meist ¼ stark gekrümmt und mit ihrer konkaven Seite gegen die zentrale Höhlung des

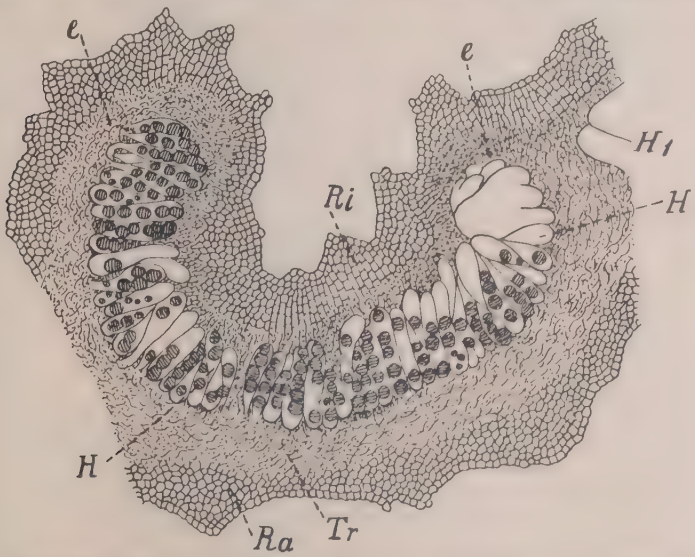


Fig. 5. Durchschnitt durch eine der isolierten Hymeniumpartien von *Myrm. cerebriformis*. ≍ 63. Nach Ed. Fischer 1903. H = Hymenium; H_1 = das Ende des benachbarten Hymeniums; Tr = Trama; e = Trama, welche das Hymenium überwölbt (Margo); Ra = Bechercortex; Ri = Epithecialcortex.

Fruchtkörpers orientiert. Das Hymenium (H) ist von einem Epithecium bedeckt, das einen warzigen, pseudoparenchymatischen Cortex (Ri) bildet, der dem Bechercortex (Ra) sehr ähnlich ist. Die Asci dieses Pilzes sind ebenfalls zylindrisch-keulig.

Im Gegensatz zu *Myrmecocystis Vallisumbrosae* kann man wohl hier von Wachstumsrändern sprechen, die, wie der Margo der Discomycetenfruchtkörper, Überwölbungen der Hymenien vornehmen und daher auch zu einer Verwachsung oberhalb des Hymeniums gelangen können.

In vieler Hinsicht ähnlich ist *Genabea*, weshalb sie Ed. Fischer (1908), Bucholtz (1903) folgend, in die Nähe von *Myrmecocystis* zieht.

4. Venae internae und Venae externae.

Mit der Vermehrung der Wülste, ihrem verstärkten Höhenwachstum und ihrer reichlicheren Verzweigung wird nicht nur der Innenraum immer

mehr erfüllt, sondern es erhält auch das Durchschnittsbild ein anderes Gepräge: Die Wülste und Leisten, die in das Innere der Trüffel vorstossen, sind so schmal, dass sie als Venae oder Adern bezeichnet werden. Die Tälchen, die zwischen den Wülsten liegen, werden durch diese Entwicklung zu entsprechend schmalen Gängen. Diese werden durch ein fädiges Geflecht, das durch Auswachsen der Paraphysen entsteht, erfüllt. Sie werden also auch zu Geflechtsadern. Auf diese Weise kommen zweierlei Adern zustande: die einen sind körperliche Gebilde, Venae internae genannt, die anderen hyphenerfüllte Räume zwischen diesen: Venae externae. Jene entspringen der Becherwand und endigen im Zentrum oder nahe der Mundöffnung, diese strahlen von der Mundöffnung aus und endigen, wenn es sich um Hauptadern handelt, an der Becherwand. Die Venae internae sind schon in jungen Entwicklungsstadien von der Paraphysenpalisade gesäumt, später erscheinen die Asci. Das Geflecht, das beide Bestandteile dieser Aussenlage der Wülste erzeugt, ist die heterogene Trama. Der Hauptmasse nach besteht sie aus parallel laufenden, schmalen Hyphen, entspricht also der Medullarzone des Discomycetenfruchtkörpers. Ferner sind 3—4 mal breitere Hyphen festzustellen. Es handelt sich um die tramalen ascogenen Hyphen, von denen die Traghyphen der Asci (hypothecialen ascogenen Hyphen) abzweigen.

5. Bautypen.

Bei den bisher besprochenen Tuberaceen ist die Becherform deutlich ausgeprägt:

a) Cupulater Typus.

Hierher gehören noch u. a. *Pachyphloeus*, *Tuber excavatum*. Letzterer Pilz ist sehr hart, der Cortex besteht aus dick- und braunwandigen Zellen, stellt also ein Druckgeflecht dar. Die Oberfläche ist zarthöckerig bis feinwarzig. Vom Ostiolum (das von den meisten als unten gelegen angesehen wird) reicht nach innen eine Höhle, die mit ± filzigem Hyphengeflecht ausgekleidet ist und in die blind endigenden Venae externae führt.

(Über andere Geflechtselemente der Venen und Bechertrama der Tuberaceen, unter denen auch stark lichtbrechende Hyphen zu verzeichnen sind, kann hier nicht gesprochen werden, um den Zusammenhang nicht zu zerreissen.)

Pachyphloeus conglomeratus Berk. (Material ebenfalls aus Paris), die in geringer Tiefe im Humus von jüngeren Eichen- und Buchenwäldern gefunden wird, zeigt basal einen deutlichen Myzelschopf, während das Ostiolum apikal liegt. Die Venae internae sind gegen den apikal verdrängten Innenraum gerichtet, daher verlaufen von dort aus die Venae externae strahlig auseinander gegen die Becherwand hin. Die Paraphysenlage geht am Rande des Ostiolums in den Becher-Cortex über. Er besteht aus verhältnismässig zartwandigen Zellen, wodurch er sich wesentlich von den Cortexbildungen

von *Tuber* unterscheidet. Es liegt hier kein Druckgeflecht vor. Die oberflächliche Lage im Humus lässt uns dies begreiflich erscheinen.

Zusammenfassend kann vom cupulaten Typus gesagt werden, dass infolge des deutlich vorhandenen Bechers eine ausgeprägte Mundöffnung besteht und die Rindenschicht allein vom Cortex des Bechers gebildet wird. Die Wülste springen in das Innere des Becherhohlraums vor, verdrängen ihn bei höheren Formen immer mehr und füllen schliesslich den grössten Teil desselben aus.

Nunmehr kommen wir zu Formen, bei welchen die Ausbildung der Wülste mit der des Bechers in Konkurrenz zu treten beginnt. Die Wülste erreichen eine Mächtigkeit, dass sie zum Teil bis in das Ostiolum eintreten.

b) Mitteltypus.

Dadurch, dass sich in die Becheröffnung ein oder mehrere Wülste einschieben, erscheint diese Mundöffnung unterteilt. Doch so einfach, wie es im Durchschnittsbild erscheint, ist die Sache nicht. Stellt man sich die Verhältnisse räumlich vor, so werden durch das Einschieben eines Wulstes nicht zwei Mundöffnungen entstehen, wie es der Schnitt vortäuscht, sondern es muss ein ringähnlicher Schlitz zustande kommen. Da aber für diese Gruppe meist eine schwankende Zahl von Mundöffnungen angegeben wird, die aber immer ± nahe beieinander liegen, so müssen Verwachsungen der Wülste miteinander und mit der Becherwand eintreten, wodurch allein das Ostiolum in zwei bis mehrere Öffnungen, die nahe beieinander liegen, zerlegt wird.

In dieser Gruppe wird mit basaler Mundöffnung nur *Tuber exiguum* Hesse beschrieben. Sehr lehrreich sind die durch Fischer (1908) bei *Pseudobalsamia magnata* (Harkn.) Gilkey (= *P. Setchelli* Ed. Fischer) bekannt gewordenen Verhältnisse. Die Oberfläche weist nicht gerade sehr zahlreiche, zum Teil ziemlich tiefe, faltige Gruben auf. Sie ist braun und mit flachpyramidenförmigen Warzen besetzt, die durch scharfe Einschnitte voneinander getrennt sind und ihrerseits wieder in radialer Richtung eingeschnitten erscheinen. Diese Warzen bestehen aus Pseudoparenchym, dessen äussere Lagen gebräunte Zellwände aufweisen. Im Gegensatz zu der in manchen Eigenschaften ähnlichen *Balsamia*, die jedoch im reifen Zustand geschlossene Kammern besitzt, ist hier das gelblichweisse Fruchtkörperinnere von Kanälen (Fig. 6a, ve) durchsetzt, die von sehr lockerem Hyphengeflecht ausgefüllt sind (also venae externae darstellen) und nur da und dort leer erscheinen. An mehreren Stellen (m) münden diese Kanäle nach aussen; „oder genauer ausgedrückt: es gehen die sie ausfüllenden Hyphen allmählich in die Rinde über. Es erinnern also diese Kanäle in ihrem Verhalten durchaus an die Venae externae der Eutuberineen" (Fischer). Zumeist konvergieren die Kanäle gegen eine Öffnung (Fig. 6a), in anderen Fällen scheint der Verlauf der Venae externae unregelmässiger

zu sein und dürften dieselben nach Fischer auch an mehr voneinander entfernten Punkten der Oberfläche ausmünden. Fig. 6a zeigt uns, dass sich (in diesem Teil) 2 Wülste oder Leisten bis in die Mundöffnung vorgeschoben haben. Dementsprechend sind drei Mündungsstellen (m) der Venae externae zu bemerken. Die so an die Oberfläche gelangten Wulst-

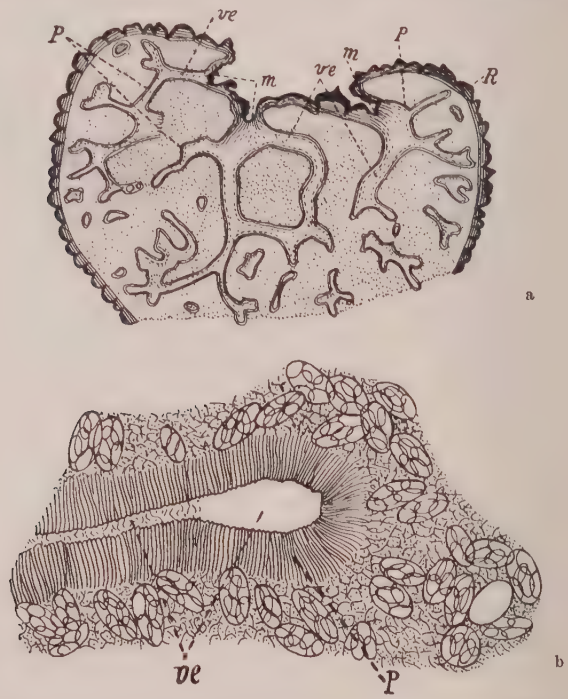


Fig. 6. *Pseudobalsamia magnata* (Harkn.) Gilkey. Fig. a: × 6. Nach Ed. Fischer 1908. Ungef. medianer Schnitt. ve = Venae externae; m = Mündungsstellen derselben. An diesen wird das Geflecht der Venae externae zu einem Cortex, der sich in die äußere Schicht des Bechercortex fortsetzt. P = Paraphysenpalisade, diese setzt sich am Rande in die innere Schicht des Bechercortex fort. Fig. b: × 140. Nach Ed. Fischer 1908. ve = Vena externa, im erweiterten Blindende hyphenleer. P = Paraphysenpalisade, unterhalb viele Asci noch in normal gegen die ve orientierter Stellung.

scheitel bilden an ihrer mit der Aussenwelt in Berührung stehenden Fläche einen Cortex aus, der dem Bechercortex völlig ähnlich ist. Da bei diesem Pilz die Venae internae von einer Paraphysenpalisade gesäumt sind, in welche die Schläuche nicht eintreten (Fig. 6 b), so ist die Möglichkeit der Umbildung der Paraphysenpalisade und natürlich auch des aus ihr hervorgehenden Geflechtes der Venae externae zu Cortexgeflechten gegeben. Nun beobachtete Fischer bei m (Fig. 6 a), dass diese Palisade die direkte Fortsetzung der inneren Pseudoparenchymlagen der Rinde (R) bildet.

„Die letztere kann daher in ihren äusseren Schichten als Homologon des die Venae externae ausfüllenden Geflechtes, in ihren inneren Schichten dagegen als Homologon der die Venae externae umkleidenden Palisade angesehen werden."

Bechercortex und Epithecialcortex. Somit sind wir zu einem wichtigen Punkt angelangt. Schon beim cupulaten Typus lernten wir Formen kennen, deren Epithecialcortex ganz ähnlich dem Bechercortex war. Beim Vorherrschen der Becherform wird hier aber die ganze äussere Bedeckung vom Bechercortex bewerkstelligt. Beim Mitteltypus, bei dem

Fig. 7. *Pachyphloeus luteus* (Hesse) Ed. Fischer. Nat. Gr. Nach Ed. Fischer 1897a. (Ich sehe nur links eine Becherwand, rechts fehlt sie scheinbar, was aber nach Hesse's Bildern und Beschreibung normalerweise nicht der Fall ist.)

sich Wülste bis in die breite Mundöffnung drängen, tritt hier in der Mundöffnung der Epithecialcortex als ein Teil der äusseren Bedeckung in Tätigkeit. Da das Geflecht der Venae externae an der Mündungsstelle ebenfalls zu Cortex (homolog der äusseren Rindenpartie des Bechercortex) wird, so wird dadurch der ganze Fruchtkörper aussen von einem Cortex bedeckt. Der von den Wulstscheiteln selbst gebildete Cortex ist in seiner Zweischichtigkeit völlig gleich dem Bechercortex. Es bedarf also eigentlich eines Durchschnittes, um genau zu unterscheiden, wo hört der Bechercortex auf und wie weit reicht der Epithecialcortex. Es ist klar, dass mit der Reduzierung des Bechers der Epithecialcortex immer mehr die Oberhand gewinnen muss (s. Wulsttypus).

Weniger bedeutungsvoll erscheint mir, dass die Asci im Fruchtkörpergeflecht fast völlig regellos eingestreut liegen. Höchstens, meint Fischer, dürften diejenigen, welche unmittelbar unter der Palisade (P, Fig. 6b) liegen, oft mehr oder weniger deutlich senkrecht gegen die Venae externae orientiert sein. Über die Verdrängung der Trama der Venae internae durch die sich entwickelnden Asci müssen wir später noch genauer sprechen und hängt diese Erscheinung zum Teil damit zusammen, dass die Asci nicht mehr in die Paraphysenpalisade eintreten. Bei *Tuber aestivum* lässt sich feststellen, dass mit fortschreitender Entwicklung durch die vermehrte

Anlage von Asci und deren Vergrösserung die Trama der Venae internae immer mehr verdrängt wird. Bucholtz (1903) beobachtete bei *Tuber puberulum*, dass durch Bildung von Asci das ursprünglich lockere Geflecht im Innern des Fruchtkörpers zusammengedrückt und in die hier äusserst schwachen, manchmal gar nicht entwickelten Venae internae verwandelt werde. Ähnliche Verhältnisse zeigen sich auch bei den tramalen Ästen der Clathraceen, die, jung verhältnismässig mächtig, schliesslich so zart werden, dass sie oft nur mit Mühe zu verfolgen sind.

Zum Mitteltyp gehört auch *Pachyphloeus luteus* (Hesse 1884) Ed. Fischer (Sect. *Cryptica*). Die Tramawülste (Fig. 7) entspringen im unteren Teile des Fruchtkörpers (Becher) und verlaufen ± regelmässig gegen die Oberseite des Fruchtkörpers, wo sie blind endigen. Die Venae externae entspringen oben direkt aus der pseudoparenchymatischen Rinde und endigen unten blind. Letztere Verhältnisse erläutert Fischer (1897a): „Die Venae externae bestehen in ihrem äusseren Teil aus Pseudoparenchym (direkte Fortsetzung des Rindenpseudoparenchyms), weiter nach innen (unten) sind sie von ganz lockerem Hyphengeflecht gebildet." Diesen Abschluss der Mündungen der Venae externae mit Rindengeflecht haben wir soeben bei *Pseudobalsamia* kennengelernt.

c) Der Wulsttypus (Gyrotypus)

Die letzt genannten Verhältnisse führen zu denen von *Eutuber* über. Unsere diesbezüglichen Kenntnisse gründen sich auf die Beobachtungen von Bucholtz (1903) bei *Tuber puberulum* Berk. et Br. Ein ca. 1 mm grosser Fruchtkörper (Fig. 8a) stellt ein etwas abgeplattetes Gebilde vor, das Wurzeln oder Humusteilchen (Rh) aufsitzt und an dessen Oberseite „sich Vertiefungen (V. e.) bilden". Wir werden sagen, dass sich an der Oberseite Wülste erheben, die zwischen sich Tälchen lassen. Das lockere Geflecht V. i. verwandelt sich später in die Venae internae. Die basale, etwas festere Aussenschicht (x bis y), welche Bucholtz auch auf allen späteren Entwicklungsstadien beobachten konnte, nennt er „Grundschale". Gewöhnlich wird bei der weiteren Entwicklung (Fig. 8b) durch das stärkere Wachstum der Wülste die Grundschale rückseitig eingeknickt, „während in verschiedenen Einbuchtungen der oberen Hälfte palisadenförmig gestellte Hyphen auftreten, welche die erste Anlage des Hymeniums anzeigen". Durch Ausbildung der Asci werden dann die Venae internae zusammengedrückt und durch Wachstum der Wülste werden die Zwischentäler zu Venae externae. „Mit der Zeit nehmen auch die sekundär peripherischen Teile, wo kein Hymenium entsteht, das Gefüge der Grundschale an und werden zum Peridium. Endlich schliessen sie über den Einbuchtungen (Venae externae) zusammen und es bildet sich auf diese Weise ein ringsum von dem Peridium umgebener rundlicher Fruchtkörper." In unserer Ausdrucksweise heisst dies, dass am Scheitel der zutage tretenden Wülste ein Epithecialcortex zur Entwicklung gelangt und dass sich auch das Geflecht der

Mündungsstellen der Venae externae zu Cortexgeflecht umbildet. Bucholtz bezeichnet die Enden der Grundschale immer mit x—y, so auch in Fig. 8a bis 8d. Bei Fig. 8c möchte ich aber doch glauben, dass die links oben mit P bezeichnete Partie zur Grundschale gehört, auch wenn dieser Teil durch eine Mündung einer Vena externa von der übrigen Grundschale getrennt ist. Ein solches Bild kann leicht bei nicht medianer Schnittführung infolge des etwas unregelmässigen Verlaufes des Randes der Grundschale entstehen.

Nach Bucholtz war in einigen Fällen Fig. 8d eine andere Entwicklung zu beobachten, indem der Becher stärker zur Entwicklung kam, so dass dann der Fruchtkörper „sich in keiner Weise von der Form eines jungen *Tuber (Aschion) excavatum* unterscheidet". Wir haben es also dann mit einem cupulaten Typus, vergleichbar *Tuber excavatum*, *T. rufum*, *Pachyphloeus melanoxanthus* usw., zu tun. Natürlich ist daher zu erwarten, dass *T. puberulum* auch Fruchtkörper von der Form des Mitteltypus entwickeln kann, der ja die Mitte zwischen den beiden Gliedern darstellt[1]). Bei diesem Pilz ist mithin die Erreichung der Wulsttypushöhe noch nicht fixiert. Gerade das Vorkommen der beiden Extremtypen bei einem Pilz zeigt uns deutlich, dass sich die eine Form aus der anderen entwickelt hat und dass, da heute niemand mehr an der Entwicklung der Tuberaceen aus den Pezizaceen zweifelt, die Entwicklung aus dem Bechertypus zum Wulsttypus erfolgte. Die Becherform von *Tuber puberulum* stellt jedenfalls eine im Jugendzustand zur Reife gelangte Form dar. Da eine Grundschale primär vorhanden ist, hängt es von der Mächtigkeit der Ausbildung der Wülste ab, welcher Typus schliesslich erreicht wird. Aus fast allen Abbildungen (Fig. 8a—d) ist zu ersehen, dass der Rand der Grundschale noch das Bestreben hat, sich einzurollen, dass dies aber durch die mächtige Entwicklung der Wülste bedeutungslos wird. Die sich verästelnde Wulstbildung (Fig. 8b) hat gewisse Ähnlichkeit mit den ersten Anlagen gewisser Gastromycetenfruchtkörper, worauf schon Fischer wiederholt hingewiesen hat. Bei den Gastromyceten gibt es sehr viele Formen, bei denen sich ein Strunk koralloid verzweigt. Bei den meisten Tuberaceen sind es sich koralloid verzweigende Wulstbildungen einer Becherschale. Ja in manchen Fällen geht die Ähnlichkeit noch weiter, worauf ich hier zum erstenmal hinweisen möchte: Bei *Geaster* und *Sphaerobolus* zum Beispiel ist sogar auch ein Tramalbecher ausgebildet, den Greis (1935, 1937) bei seiner *Nidulariopsis melanocarpa* ebenfalls nachweisen konnte. Diese Tramalbecher reissen (*Geaster*, *Astraeus*, *Sphaerobolus* usw.) sternförmig auf, wie viele Pezizabecher, während dies bei *Tuberaceen* nicht der Fall ist. Es handelt sich aber nur um äussere Ähnlichkeiten. Denn bei den Gastromyceten ist ein koralloider Fruchtkörper der Ausgangspunkt für verschiedene Ausbildungsformen, bei den Tuberaceen ist es der Becher. Dieser tritt bei den Gastromyceten

[1]) Vgl. dazu auch die Erklärungen zu Fig. 8c und 8d.

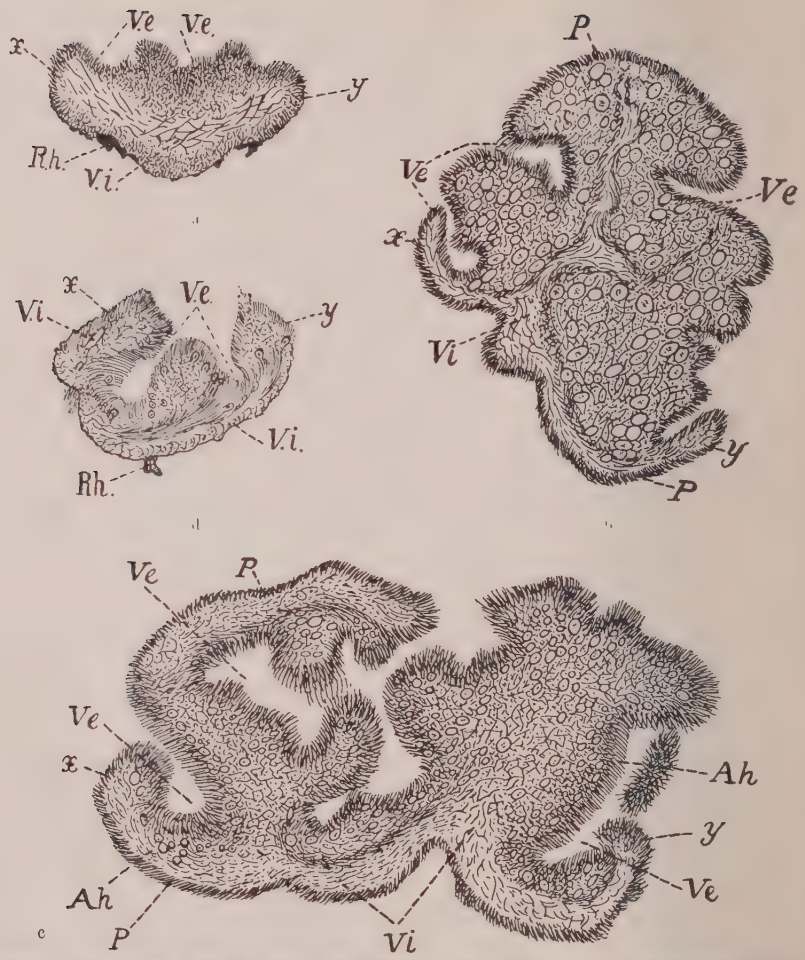


Fig. 8. *Tuber puberulum* Ed. Fischer. Nach Bucholtz 1903. Fig. a: × 35. Zwischen den sich erhebenden Wülsten Täler Ve (= Venae externae); Vi = Geflecht, das später zu den Venae internae wird; x-y = Margo der „Grundschale"; Rh = Reste von Blättern. Fig. b: × 35. Das untere P ist der Cortex des Bechers, das obere P beginnender Epithecialcortex. Fig. c: × 35. Ah = Asci bildende Region. Das untere P gehört der Grundschale an, das obere P, welches außerhalb x-y liegt, hält Bucholtz für sekundäre Rinde (also Epithecialcortex). Ich glaube aber, daß auch dieser Teil gemäß den gezeichneten Verhältnissen der Grundschale angehört. Der Schnitt dürfte nicht median geführt worden sein und verläuft obendrein stark schräg zu vielen Wülsten, daher deren Paraphysenpalisade borstenförmig erscheint. Auch der Fall, den Bucholtz in Fig. 8 seiner Arbeit wiedergibt, bei welchem der Fruchtkörper „ringsum von einer besonderen Myzelhülle umgeben ist", könnte sich ähnlich erklären: Der Fruchtkörper wurde nicht median, sondern quer und zwar unterhalb des Randes des Bechers durchschnitten. Fig. d: × 35. Entwicklung nach dem *Aschion*-Typus (Bechertypus). Auch dieser Schnitt ist vielleicht durch zu tiefe und schräge Schnittführung zu erklären. Rh (womit Bucholtz auch Blattreste bezeichnet) kann nicht zur Orientierung verwendet werden. Es wäre mithin möglich, daß die erwähnten Fälle in Wirklichkeit nicht so anormal waren, wie es nach den Schnittbildern erscheint.

nur als ein akzessorisches Gebilde auf. Eine entgegengesetzte Ansicht vertritt Greis (1938). Er schreibt: „Bei den Basidiomyceten erreicht die dikaryotische Phase besonders gewaltige Ausdehnung, während sie bei den Ascomyceten eine relativ sehr kleine Ausdehnung aufweist. Erstmalig unter den Phycomyceten bei *Penicillium stipitatum* bekommt die Dikaryophase eine grössere Ausdehnung". Hierzu möchte ich nur ergänzend bemerken, dass das Wort Phycomycet wohl auf ein Versehen zurückzuführen ist und dass ich (1936) erstmalig auf diese interessanten Verhältnisse bei *Penicillium stipitatum* hingewiesen habe. Greis fährt fort: „Zwischen den beiden Extremen bildet *Tuber* in doppelter Hinsicht einen Übergang. Einmal sehen wir, dass die ascogenen Hyphen beträchtlich länger sind als bei allen sonstigen bisher bekannten Ascomyceten." (Dies ist bei der starken Oberflächenvergrösserung durch Wulstbildung gar nicht anders möglich und tritt natürlich ganz ähnlich bei *Morchella* auf. Es handelt sich um die tramalen ascogenen Hyphen, die hier mit den primären ascogenen Hyphen zusammenfallen, da nach Greis die ascogenen Hyphen vielfach mehrere Kernpaare aufweisen. Dann treten plötzlich Querwände auf, wodurch Zellen mit nur einem Kernpaar entstehen, die zur Hakenbildung schreiten. Letztere sind also die von Claussen als sekundäre ascogene Hyphen bezeichneten Elemente, die hier mit den hypothecialen ascogenen Hyphen zusammenfallen.) Greis betont, dass nach Mattirolo bei *Tuber lapideum* die ascogenen Hyphen bereits an den Rhizomorphen, also am Myzel vorkommen und dass Bucholtz „ascogene Hyphen schon an 1,5 mm grossen Fruchtkörpern, also an den Grundplatten" nachgewiesen habe, dass daher die sexuelle Periode von *Tuber* praktisch vom Myzel bis zum reifen Fruchtkörper andauere. Dies ist aber nichts Besonderes, da doch bei allen älteren Schulbeispielen am Myzel das Auftreten von Geschlechtsorganen und die mit der Befruchtung einsetzende Fruchtkörperbildung nachgewiesen wurde. Greis: „Zum anderen Mal bildet *Tuber* einen Übergang zwischen den Asco- und Basidiomyceten durch die Hakenbildung, die hier wie die Schnallenbildung bei den Basidiomyceten erfolgt, insofern ihr Kerngeschehen wie bei den Schnallen abläuft und die Haken an den meisten Querwänden der mächtig ausgebildeten ascogenen Hyphen, die den basidiogenen Hyphen der Basidiomyceten homolog sind, vorkommen." Hierzu ist zu bemerken, dass bei der Homologie von Haken und Schnalle die Ähnlichkeit nicht verwunderlich ist und nach Greis' eigenen Bildern und Worten diese Haken nur an den einpaarkernigen (= sekundären) ascogenen Hyphen auftreten, was anderswo auch ± deutlich der Fall ist. Obendrein entstehen auch bei den Trüffeln die Haken rein hakenförmig am Ende und nicht schnallenartig in der Mitte der Hyphenzelle. „Es hat sich also bei einem typischen Ascomyceten, bei *Tuber*, das Verhältnis zwischen Haplo- und Dikaryophase zugunsten der letzteren verschoben, wie dies auch bei den Basidiomyceten der Fall ist" (Greis). Dies ist nun nicht richtig. Denn die Vergrösserung des ascogenen Komplexes

hängt mit der Wulstbildung zusammen und mit dieser ist ja auch dementsprechend die Haplophasenkomponente vergrössert. Schreibt doch Greis selbst einige Seiten vorher: „Die Hauptmasse des *Tuber*-Fruchtkörpers besteht aus Hyphen, deren Zellen je einen Kern besitzen. Ein geringer Teil der Hyphen zeigt aber zwei Kerne oder ein Vielfaches von zwei, die ascogenen Hyphen." In seinen obigen Schlussfolgerungen führt Greis weiter aus: „Wenn man dann noch die Fruchtkörperorganisation der hypogäischen Basidiomyceten (Hymenogastraceen, Hysterangiaceae) in Vergleich zieht, so zeigen sich derartige Übereinstimmungen morphologischer, entwicklungsgeschichtlicher und physiologischer Tatsachen, dass es nicht zuviel gesagt erscheint, wenn man einen Teil der Gastromyceten von tuberaceenähnlichen Ascomyceten herleitet." Nach meinen obigen Ausführungen handelt es sich um Ähnlichkeiten, die nicht für eine Verwandtschaft zu verwerten sind. Wir finden alle Erscheinungen bei den Pezizales angedeutet oder ausgebildet; auch die von Greis bei *Tuber* aufgedeckte Somatogamie spricht trotz des Hinweises, dass diese sonst nur bei wenigen Ascomyceten nachgewiesen sei, nicht gegen meine Ansicht. Denn es sieht sehr danach aus, dass Somatogamie recht weit bei den Ascomyceten verbreitet ist und ferner ist sie seit langem für *Helvella* durch Carruthers (1911) nachgewiesen, bei welcher Gäumann (1926) erwähnt, dass die Hakenspitze häufig mit der Traghyphe in offene Kommunikation tritt, wobei der Kern in die Hyphe zurückwandert; „auf diese Weise kommen Bilder zustande, die täuschend an die Schnallenbildungen der Basidiomyceten erinnern".

Wir können also nur von verwandtschaftlichen Beziehungen der Tuberineen mit den Pezizales sprechen. Eine Abzweigung zu Gastromyceten lässt sich aus keiner Eigenschaft herleiten. Ihr morphologisches, entwicklungsgeschichtliches und physiologisches Verhalten können die Gastromyceten erst herausgebildet haben, nachdem ihr Fruchtkörper rein der Dikaryophase angehört hat, d. h. sie leiten sich von einfacheren Basidiomyceten ab.

Nach Ablehnung der Ableitung jeglicher Gastromyceten von den Tuberaceen kann ich, ohne missverstanden zu werden, noch eine weitere Ähnlichkeit beider vorbringen.

Ein Gastromycetenstrunk verzweigt sich direkt in koralloide Hymenophore *(Hysterangium* oder *Geaster)*, dem Tramalbecher vieler Tuberaceen entspringen sich verzweigende Wülste, die ebenfalls Hymenophore sind. Die Hymenophore vieler Grastromyceten beteiligen oder betätigen sich fast allein an der Peridienbildung, und zwar geht dies entweder nur von der Trama (Tramalperidie, Lohwag 1926 a) oder auch von der jugendlichen Hymenialpalisade (Hymenialperidie, l. c.) aus. Nun auch bei den Tuberaceen beteiligen sich nicht nur epitheciale Gebilde, sondern auch die Paraphysenpalisade am Deckgeflecht, ja beim Wulsttypus muss der grösste Teil des Cortex von den Hymenophorenden gebildet werden.

Fig. 8 b, deren schmächtige Grundplatte in Wirklichkeit ca. 1,5 mm Durchmesser hat, zeigt sehr deutlich, dass es sich nicht, wie es oft heisst, um Faltungen des Bechers handelt, sondern es sind mächtige Wucherungen desselben.

Wir haben einige Fälle mit unterbrochenem Hymenium kennen gelernt. Fast immer liess sich nachweisen, dass die sterilen Stellen Orte der Vorwölbungen, mithin Wachstumszonen sind. Die Sterilität der Wulstenden

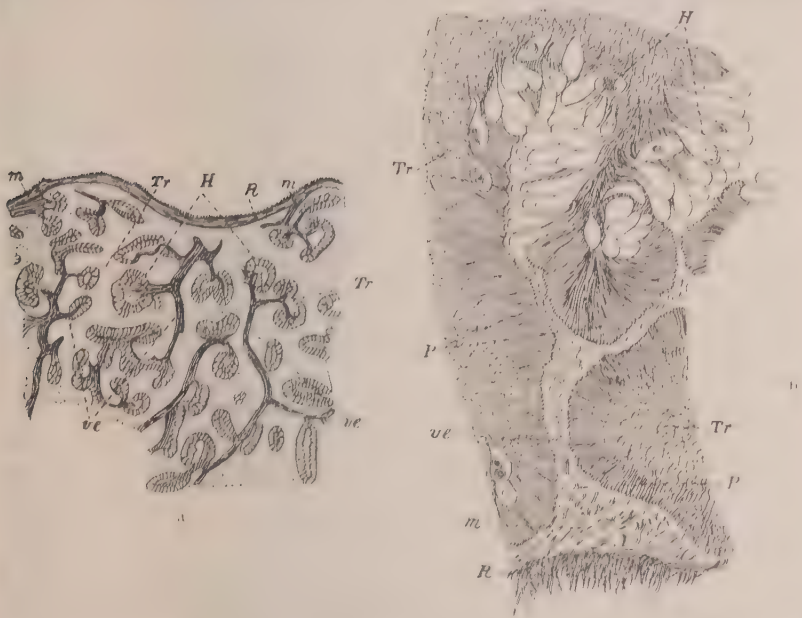


Fig. 9. *Piersonia bispora* Gilkey. Nach Ed. Fischer 1908. Schnitte durch nicht ganz reife Pilze. Fig. a: × 6. Tr = (Vi =) Trama der Wülste, ve = Venae externae, m = deren Mündungen, H = Ascushymenium, R = Rinde (= Epithecialcortex). Fig. b: × 55. P = Paraphysenpalisade, welche die Venae externae außer in den Kammerwinkeln allein säumt. Bei P (unten) geht sie allmählich in Pseudoparenchym über. Die Hyphen der Venae externae skleroti sieren sich an den Mündungsstellen.

ist völlig der des Margos zu vergleichen und wie dieser verwachsen kann und so in der Jugend oder dauernd geschlossene Hohlkugeln entstehen können, so müssen durch Verwachsung der Wulstenden Kammern entstehen. Wenn sich die Sterilität von den Wulstenden auf die Seiten der Wülste ausbreitet, so werden die Wülste nur an ihrer Basis eine Schlauchschicht führen oder, anders ausgedrückt, nur die blinden Enden der Venae externae werden von einer Schlauchschicht umsäumt. Dies ist der Fall bei *Piersonia*. Die Oberfläche von *Piersonia bispora* Gilkey ist (Ed. Fischer 1908) braun und behaart. Die Venae externae (Fig. 9 a, ve) münden an verschiedenen Stellen (m) in die Rinde (R). Die Hyphen der Wülste (Venae

internae, Tr.) zeigen vielerorts ganz deutlich einen zu den Venae externae parallelen Verlauf. Die Asci treten in die (die Venae externae überall säumende) Paraphysenpalisade nur an den blinden Enden der Venae externae ein (H) und bilden eine nicht sehr regelmässige Palisade. Sie stehen mancherorts ganz dicht, so dass das Hymenium fast ohne Paraphysen besteht, streckenweise ist wieder nur reine Paraphysenpalisade entwickelt. Immer jedoch treten die Asci nach kurzem Venenverlauf völlig zurück, so dass die Venae externae in ihrem Hauptverlauf nur von der Paraphysenpalisade gesäumt werden. Auch diese kann ihren Palisadenaufbau verlieren und nimmt gelegentlich pseudoparenchymatischen Charakter an. Die Venae externae (Fig. 9 b, ve) sind an ihren blinden Enden, wo sie von Asci umschlossen werden, ± erweitert und sind da nicht von Hyphengeflecht erfüllt, so dass diese Teile nicht Adern sondern Kammern darstellen. Gegen aussen mischen sich unter das Hyphengeflecht der Venae externae immer mehr Hyphen mit braun gefärbter Membran, die gegen die Oberfläche hin immer zahlreicher werden. Zuäusserst sind sie allein vorhanden (m) und beteiligen sich an dem braunen, filzigen Überzug. An älteren Exemplaren liess sich der Verlauf der Venae externae nicht mehr genau verfolgen.

Balsamia zeigt im reifen Zustand allseits von Hymenium ausgekleidete Kammern. Bucholtz (1910) konnte nachweisen, dass hier die Kammern ursprünglich nach aussen münden und erst später ein Verschluss der Kammern erfolge. Doch gehört dieser Pilz nicht zum Wulst- sondern zum Bechertypus, wie schon die Bilder von Bucholtz und noch mehr die von Knapp (1924) (vgl. Ed. Fischer 1938, Fig. 1) erkennen lassen. Danach ist anzunehmen, dass die Wülste untereinander und mit dem Becher verwachsen.

Ganz ähnlich entstehen die Hymenialkammern vieler Gastromyceten durch Verwachsung der Enden koralloider Hymenophore, während sich die Verhältnisse von *Piersonia* etwa mit den Jugendstadien von *Clathrus* vergleichen liessen, wo auch nur an der Basis der Täler zwischen den Vorwölbungen (die später zu den gestielten Teilhüten werden) fertile Hymenien zur Entwicklung kommen.

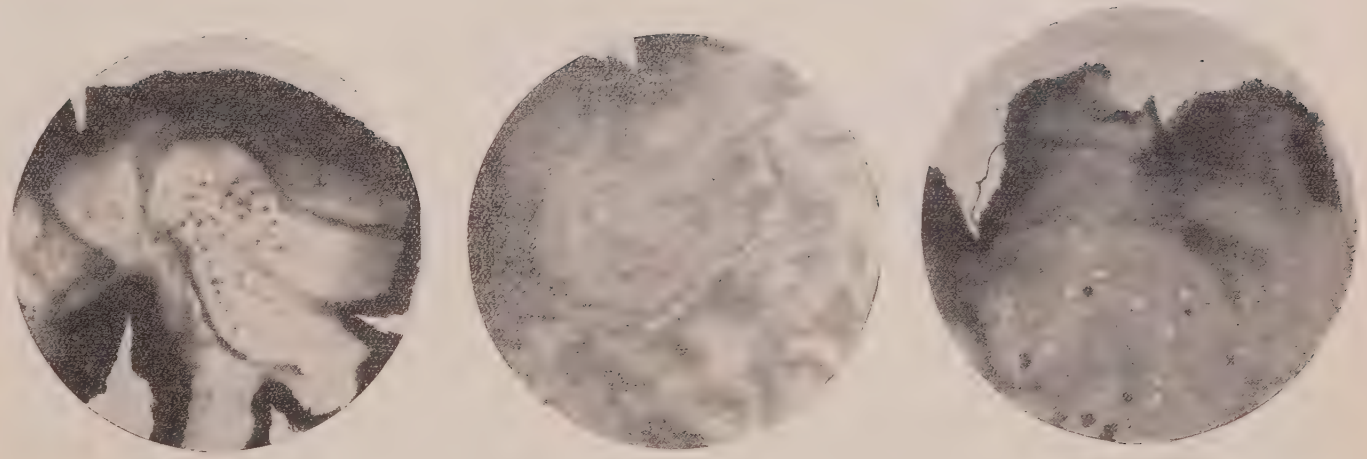
Die pyramidenförmigen Warzen der Fruchtkörperoberfläche beim Wulsttypus.

Wir wollen hier *Tuber aestivum* als häufigem Vertreter unsere Aufmerksamkeit schenken. Dieser Pilz zeigt einen Cortex aus sehr dickwandigen, gebräunten Zellen, (Druckgeflecht, doch schützt diese Lage natürlich auch gegen Tierfrass usw.). Die Oberfläche ist pyramidenartig skulpturiert. Die Pyramiden sind fünf- bis siebenseitig, strahlig gerippt und am Scheitel oft vertieft. (Ausserdem zeigen die Pyramidenflächen eine zur Basis parallele Riefung.) Sie sind, besonders bei grösseren Exemplaren, sehr häufig mit radialen Rissen versehen. Das Aufreissen und das darauffolgende Auseinanderziehen wird durch die Oberflächenvergrösserung verursacht. Dar-

aus ist auch das Bestehen von Pyramidengruppen zu erklären: es sind die aus einer Pyramide entstandenen Teilpyramiden. Der Beginn der Rissbildung ist die Ursache der Vertiefung am Scheitel der Pyramiden. Nun würde man nach dem Aussehen und allen Beschreibungen schliessen, dass die ganze Pyramide aus gebräuntem und dickwandigem Hyphengeflecht (Atrosklerocortex) besteht. Dies ist aber nicht der Fall. Die gebräunte Lage bildet nur eine verhältnismässig dünne Aussenlage der Pyramiden, wie Skisliewicz an Tangentialschnitten durch die Pyramiden feststellen konnte. Darunter liegt nicht gebräuntes Rindengeflecht. Völlig überraschend ist aber, dass sich die Pyramiden aus Venae internae und externae aufgebaut erweisen (Fig. 10a), in jenen treten auch mit Sporen versehene Asci reichlich auf. Aus unseren Präparaten ist zu ersehen, dass die Risse nicht immer unabhängig vom anatomischen Bau der Pyramiden verlaufen, sondern dass sie manchmal genau von der Mündung einer Vena externa in diese eindringen, das heisst also, dass die Venae externae bei entsprechendem Verlauf die Rissebenen abgeben können (Fig. 10a, rechts unten).

Die reichliche Verzweigung, mit welcher im allgemeinen ein Schlankerwerden der Wülste verbunden ist, zeigt sich sehr deutlich an jungen Exemplaren (Fig. 10b). Die Venae externae sind infolge ihrer losen Hyphenerfüllung gut als Zwischenräume zwischen den Wülsten, für welche in diesem Stadium der Ausdruck Venae internae ungeeignet erschiene, zu unterscheiden. Die Wülste sind in gefärbten Schnitten (Fig. 10b) von einer dunklen Zone gesäumt; es ist die Paraphysenpalisade, durch deren Auswachsen die (zu dieser Zeit ebenfalls färbbaren) Hyphen der Venae externae gebildet werden. Auch in etwas älteren Stadien, in welchen bereits einzelne Asci reif unterhalb der Paraphysenpalisade in den Wülsten erscheinen, heben sich die lockerer verflochtenen Venae externae gut ab. Im Schnitte der Fig. 10c aus der Peripherie eines solchen Fruchtkörpers zieht im oberen Teil eine sehr breite Vena externa bogenförmig von rechts nach links und mündet dort breit aus. Ihre Hyphen bräunen und verdicken sich gegen die Mündungsstelle hin und bilden einen ähnlichen Atrosclerocortex wie die Scheitel der Wülste.

Dieses Verhalten zeigt klar, dass wir es hier mit einem aus den Wulstenden gebildeten Cortex, einem Epithecialcortex oder, wie er auch oft genannt wird, sekundären Cortex zu tun haben. Aus den Untersuchungen von Bucholtz bei *Tuber puberulum* ging deutlich hervor, dass dort der grösste Teil des Cortex von den Wulstenden aufgebaut werden muss. Bei *Tuber excavatum*, der dem Bechertypus angehört, ist natürlich ein solches Eindringen von Venae internae und externae in den Bechercortex ausgeschlossen. *Tuber aestivum* gehört mithin nach unseren Beobachtungen dem Wulsttypus an, dessen Grundschale nur ganz klein sein dürfte. Es ist wichtig, dies hervorzuheben, da Malençon (s. später) und Greis (1938) in Kenntnis der Bucholtz'schen Ergebnisse bei *T. puberulum* die Verhältnisse doch so annehmen, als wenn es sich bei *T. aestivum* um einen



a b c

Fig. 10. *Tuber aestivum*. Fig. a: × 29. Tangential zur Trüffeloberfläche geführter Schnitt durch eine Pyramidenwarze. Nur eine verhältnismäßig schwache periphere Schicht (im Bilde schwarz) zu einem Cortex umgebildet. Das Innere wird von breiten (im Bilde hellen) Venae internae, in denen die reifen Asci als dunkle Fleckchen hervortreten, und schmalen (grauen bis dunklen) Venae externae zusammengesetzt. Die nach rechts unten verlaufende Ve gibt infolge ihrer Lage eine Rißebene der Pyramide ab. Bei der benachbarten Ve mit geschlungenem Verlauf ist dasselbe der Fall, doch in diesem Schnitt nicht so ausgeprägt. Fig. b: × 29. Peripherie eines jungen Fruchtkörpers (quer) mit reichlicher Verzweigung der Wülste, zwischen denen die locker durchhyphten Ve verlaufen. Fig. c: × 44. Radialschnitt durch ein etwas älteres Exemplar. Die Pyramide wird von einer sich verbreiternden Ve durchsetzt, die links unter Sklerotisierung ihrer Hyphen ausmündet. In dem unterhalb liegenden, hakig gekrümmten Wulst bereits einzelne reife Asci entwickelt. Alle Asci unterhalb der die Wülste säumenden Paraphysenpalisade gebildet. Die links zwischen zwei Warzen eindringende Kluft trifft auf die Biegungsstelle des Wulstes und beginnt sich durch diesen fortzusetzen.

ausgesprochenen Becher handeln würde. Greis schreibt, dass sich bei fortschreitender Entwicklung die Grundschale schliesst und in ihrem Innern von den Tramaadern ausgefüllt wird. Es wäre dies natürlich nicht unmöglich, doch nach Bucholtz (s. o.) war etwas Ähnliches nur in Ausnahmsfällen bei *T. puberulum* zu beobachten (vgl. ausserdem die Erklärung der Fig. 8c und d). Wir konnten an den von uns untersuchten Exemplaren kein derartiges Verhalten sehen.

An jungen Stadien von *Tuber aestivum* sind häufig, besonders an den Pyramidenscheiteln, Büschel von Myzelhyphen zu beobachten. Es wird sich wohl um sekundär zu Myzelhyphen ausgewachsene Elemente der Peripherie, also um Rhizoiden, handeln. Bei dem Einreissen der Pyramiden bis in umbildungsfähiges Geflecht ist ein Auswachsen zu solchen hauptsächlich der Ernährung dienenden Hyphen auch in späteren Stadien leicht möglich. Malençon gibt ebenfalls an, dass öfters an den Spitzen der Pyramiden Büschel von braunen Haaren auftreten, die er als Reste des den jungen Fruchtkörper einhüllenden Myzels hält. Dies ergibt sich aus seiner Auffassung vom Vorliegen eines ausgesprochenen Bechers.

Nach Malençon steht nur die junge Trüffel als Saprophyt durch ihr Mycelium mit dem Boden in Verbindung. Wenn sie bei ihrem weiteren Wachstum auf junge Baumwurzeln trifft, bildet sie eine Mykorrhiza aus. Später (bei der Perigord-Trüffel, wenn sie Haselnussgrösse hat) macht sie sich frei, indem die Mykorrhiza zugrunde geht, und zieht die zur Ernährung notwendigen Stoffe direkt aus dem Boden.

Er verweist auf folgenden Versuch: Junge Trüffeln, die gerade aus der Erde hervortreten, kann man herausnehmen und dann wieder in den Boden einsetzen. Gräbt man sie nach einigen Monaten wieder aus, so stellt sich heraus, dass diese Behandlung nicht geschadet hat, dass vielmehr die Entwicklung normal verlaufen ist. Die Myzelreste, die sich an der Oberfläche vorfinden können, haben nach Malençon für die Ernährung der Trüffel scheinbar keinen Wert, sie hätten höchstens Schutzfunktion. Er ist der Meinung, dass die Trüffeln die nötigen Stoffe direkt aus dem Boden schöpfen, aber er sagt nicht, mit Hilfe welcher Geflechte. Der Cortex von *Tuber aestivum* eignet sich wegen seiner Derbwandigkeit nicht, vielleicht beziehen sich seine Beobachtungen auf andere Trüffeln. Nach meinen Beobachtungen (1932) tritt *T. aestivum* selbst im reifen Zustand nicht aus der Erde hervor, viel weniger in jungen Zuständen.

Der Verschluss der Mündungen der Venae externae durch Sklerotisierung ihrer Hyphen an diesen Stellen erscheint zunächst lückenlos. Trotzdem müssen aber Interstitien vorhanden sein. Dies ist nach Skisłiewicz aus Folgendem zu erschliessen: Eine unverletzte, frische Trüffel, in absoluten Alkohol gelegt, gab an die Flüssigkeit in einigen Sekunden derart viel Luftbläschen ab, dass der Pilz vollständig verschwand. Erst etwa nach einer Minute wurde die Trüffel durch Verschwinden der Luftbläschen wieder sichtbar. Es kann sich hierbei nicht um Austritt von Luft aus

einer durch Verletzung entrindeten winzigen (und so übersehenen) Stelle handeln, da der Alkohol bei diesem Versuch ganz gleichmässig um den ganzen Fruchtkörper herum milchig getrübt wurde.

Es soll hier nur kurz erwähnt werden, dass wir auch sehr kleine Exemplare von nur einigen mm Durchmesser untersuchen konnten; diese wiesen bereits die Pyramidenskulptur auf. Es ist möglich, dass es sich hier um Zwergexemplare handelte. Eines von nur 3 mm Durchmesser zeigte die Form einer Schale mit eingerolltem Rande. Deren Oberfläche ist höckrig. Die Becherwände werden auf einem Schnitte von zwei übereinander liegenden, von einer Palisade gesäumten Brückenbalken verbunden. Dieses Durchschnittsbild lässt sich nur so erklären, dass der Schnitt zwei leistenförmige Wülste durchschnitten hat.

Für die Annahme, dass hier die Grundschale getroffen wurde, spricht auch die reichliche und gleichmässige Myzelbekleidung der Aussenseite des Schalenteiles. Denn bei einer solchen ist das Auftreten eines diffusen Myzels leicht verständlich.

6. Die Ascusschicht.

Es wird hier ausdrücklich das Wort Hymenium vermieden, da wir uns darunter bei den Ascomyceten etwas ganz Bestimmtes vorstellen. Es ist eine Palisade aus Paraphysen und Asci. Zum Aussehen einer Palisade gehört hauptsächlich die parallele Anordnung gleichlanger, annähernd zylindrischer Gebilde. Die zuerst ausgebildete Paraphysenpalisade stellt eine Schutz- und Führungsschicht für die später sich einschiebenden Asci dar. Sowohl Paraphysen als auch Asci sind nicht die Enden einfacher, parallel verlaufender Fäden, sondern sie gehen aus den Endteilen des Verzweigungssystems eines Fadens hervor, kurz gesagt, sie stehen in Büscheln, und zwar in sympodialen. Bei solchen Ständen können die Endglieder nur dann eine Palisade bilden, wenn die einzelnen Traghyphen in ihrer Länge entsprechend abgestimmt und nach aufwärts gerichtet sind. Die Endorgane müssen ± zylindrisch sein. Wenn eine dieser Bedingungen nicht erfüllt ist, sind zwar noch immer Stände (Büschel) vorhanden, diese setzen aber kein Hymenium zusammen. Trotzdem kann man dann oft nicht behaupten, dass die Asci völlig regellos verteilt sind, sondern es ist in sehr vielen Fällen eine deutliche Lage von Asci vorhanden, nur dass deren Stellung nicht parallel ist, vielmehr treten knapp nebeneinander aufrechte und verkehrt liegende auf. Die Schuld an diesen Verhältnissen bloss dem Umstand zuzuschreiben, dass die Asci infolge ihrer rundlich-ovalen Gestalt nicht mehr in die Paraphysenpalisade eindringen können, geht nicht an, da wir auch bei zylindrischer Form der Asci unregelmässige Hymenien finden. Vielmehr ist nicht einzusehen, warum unter bestimmten Verhältnissen die Asci nicht auch in anderen sympodialen Ständen vorkommen sollen. Die Erklärung Malençon's, dass bei den Discomyceten wegen der Abschleuderung der Sporen ein geordnetes Hymenium vorhanden

sein müsse, dass aber bei den hypogaeischen Trüffeln, deren Sporen nur durch den Zerfall des Fruchtkörpers frei werden, diese Ordnung nicht notwendig, ja wertlos sei, ist teleologisch. Doch wird Malençon auch nicht den Mangel an Abschleuderungsfähigkeit als Ursache ansehen, son-

Fig. 11. *Amylocarpus encephaloides* Curr. >< 830. Nach Lindau 1895. Ascogene Hyphe mit zwei Ascusbüscheln, wovon das obere ein Dichasium, das linke ein Monochasium (Sichel) darstellt.

dern es so meinen: Bei Pilzen mit eingeschlossenen Asci ist die Stellung nebensächlich, daher können sich bezüglich der Verzweigung alle Varianten erhalten, während offene und schleuderfähige Hymenien mit solcher Ascuslagerung den palisadenförmig gebauten unterliegen müssten und ausgemerzt würden.

In Monochasien (und zwar Sicheln) gebildete Asci (Fig. 11, linker Ast) sind von *Amylocarpus* (Lindau 1899) bekannt, doch auch bei *Tuber aestivum*

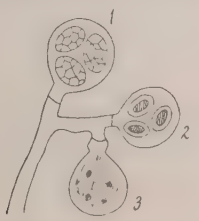


Fig. 12. Sichelförmiger Ascusstand von *Tuber aestivum*. Die Ascosporen entsprechend dem Alter der Asci verschieden weit entwickelt. Schem. nach Skisliewicz.

konnte Skisliewicz in noch nicht vollreifen Fruchtkörpern Büschel von Asci finden, deren Sporen ungleich weit entwickelt waren und so nicht nur der Form, sondern auch der Entwicklungsfolge nach die Sichel bei den Ascusbüscheln feststellen (Fig. 12). In solchen Sympodien kommen nahe beieinander liegende Asci in entgegengesetzte Stellung zu liegen.

Bei mächtiger Entwicklung der Ascusschicht und starker Zusammendrückung der Hymenophortrama kann natürlich letztere nur an wenigen, streng zentral erfolgten Schnitten zu beobachten sein, an allen anderen Schnittebenen müssen die Asci als über die ganze Trama verteilt erscheinen.

Die oben erwähnte unregelmässige Ausbildung des Hymeniums auch bei zylindrischer Form der Asci bezog sich auf

die subhymenialen Asci.

Es wäre vielleicht besser, sie hypotheciale Asci zu nennen, da der unter dem Hymenium liegende Teil bei den Ascomyceten nicht Subhymenium, sondern Hypothecium heisst. Doch hat sich einerseits der Ausdruck schon eingebürgert, andererseits soll ja damit nicht gesagt werden, dass die Asci im Subhymenium liegen, sondern dass sie unter dem Hymenium auftreten, was noch mehr Möglichkeiten umfasst. Solche Asci mit voll entwickelten Sporen finden wir bei *Stephensia*, *Hydnotria*, *Gyrocratera*. Sie liegen quer oder schräg zu den palisadenbildenden Schläuchen. Oft ragt die Ascusspitze noch in das Hymenium hinein, während der übrige Teil im Subhymenium steckt. Der Schlauch kann oft im scharfen Winkel aufgebogen sein. Immerhin bildet noch der Grossteil der Asci ein normales Hymenium. Gleichzeitig kann bereits die Form der Schläuche und die Anordnung der Sporen veränderlich sein.

Bei *Hydnotria* konnte Material aus verschiedenen Gegenden (Belgien, Ex. aus d. Herbar d. museé d'hist. nat. Paris; Böhmen, Ex. aus d. Herbar d. Bot. Inst. Wien; Wagrain, Salzburg, leg. K. Lohwag) untersucht werden. Die Wagrainer Exemplare stammen aus Nadelwald und wuchsen in ganz geringen Bodentiefen, so dass die Fruchtkörper bei der Reife etwas hervorlugten. An Abhängen wird durch das abfliessende Regenwasser die gelockerte Decke leicht entfernt und dadurch das Hervortreten gefördert.

Der Wagrainer Pilz vereinigt die Eigenschaften von *Hydnotria Tulasnei* und *H. carnea*. *Hydnotria Tulasnei* Berk. et Br. besitzt bis 3 cm grosse Fruchtkörper, keulenförmige Asci mit unvollkommen zweireihig im Ascus gelagerten Sporen und ausser den hymenialen Asci noch subhymeniale. *Hydnotria carnea* (Corda) Zobel soll bis faustgross werden und eine einfache Lage schlanker Asci mit streng einreihig liegenden Sporen aufweisen. Das Wagrainer Material erreicht 2 cm Durchmesser, die Sporen liegen einreihig, unter dem Hymenium treten viele subhymeniale Asci auf. Der Fruchtkörpergrösse und dem reichlichen Auftreten von subhymenialen Asci nach wäre das Material *Hydnotria Tulasnei*; die Einreihigkeit der Sporen und die schlanke Form der Asci teilt es mit *H. carnea*. Fischer (1927) wies nun nach, dass in den Beschreibungen der beiden *Hydnotria*-Arten Verwechslungen und Unklarheiten nachgewiesen werden können. Unter anderem berichtet er, dass Tulasne von Berkeley ein von Corda als *Hydnotria carnea* bestimmtes Originalexemplar erhielt. Die Sporen dieses Pilzes sind

beinahe zweireihig in den Schläuchen gelagert. Mithin wäre dies eigentlich *H. Tulasnei*. Fischer kommt nun zu dem Schluss, dass möglicherweise Berkeley eine Verwechslung zwischen den ihm von Corda gesandten und einem englischen Exemplar passiert ist. Leider konnte er keine Nachprüfung vornehmen, da Corda'sche Originalexemplare in Prag nicht mehr aufzufinden sind.

Ferner konnte Fischer an verschiedenem *carnea*-Material spärlich bis reichlich subhymeniale Asci finden. Bucholtz stellte für derlei Pilze seine *forma intermedia* auf. Die beiden ursprünglich beschriebenen Arten sind somit die Endglieder einer Übergangsreihe. Fischer entscheidet sich 1938 so, dass er an den beiden Arten festhält, die durch Übergänge (*H. Tulasnei* f. *intermedia* Bucholtz) verbunden sind. Zu letzteren gehört das Wagrainer Material.

Die subhymenialen Asci erklären sich daraus, dass in dem reichlich verzweigten System der hypothecialen ascogenen Hyphen schon aus den unteren Hakenbogen Asci hervorgehen. Da aber sonst die Verhältnisse noch wenig verändert sind, wird noch ein grosser Teil aus den terminalen, ziemlich gleich hochstehenden Endhaken gebildet, so dass also ein Hymenium zustande kommt. In Fig. 13 ist eine Lage subhymenialer Asci zu

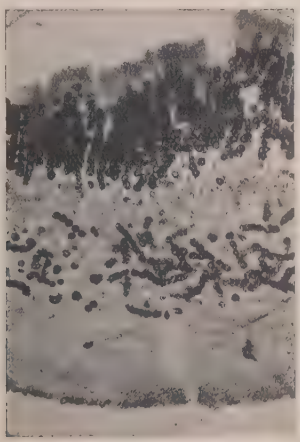


Fig. 13. *Hydnotrya Tulasnei* f. *intermedia*. >: 40. Eine Lage mit subhymenialen Asci, etwas höher das Ascushymenium. Paraphysen die Asci überragend.

erkennen, die vom Hymenium durch eine ziemlich ascusarme Schicht getrennt ist. Hier muss zuerst eine Tendenz zur Ascusbildung vorhanden gewesen sein, die dann während der weiteren Entwicklung der ascogenen Hyphen wieder aussetzte und schliesslich wieder ziemlich normal einsetzte. Gerade solche Verhältnisse zeigen uns, dass es zur Entstehung von Hymenien gewisser Bedingungen bedarf, da schon die ersten Haken zur

Ascusbildung schreiten könnten, in Wirklichkeit aber erst nach wiederholter Hakenbildung zur Ascusbildung geschritten wird. In gleicher Weise könnte jede beschnallte Zelle zu einer Basidie werden, es erfolgt dies aber meist erst nach längerer Zeit und reichlicher Verzweigung an ganz bestimmten Stellen.

Aus Fig. 13 ist auch zu ersehen, dass die Paraphysen die Asci überragen, was uns als trüffelartig erscheint. Die Asci können dadurch von einem filzigen Geflecht überdeckt werden, das uns als erster Anfang zur Bildung von Venae externae erscheint. Es können die Paraphysen aber auch nur gleich hoch sein.

Was den Fruchtkörpertypus anlangt, so gehört gemäss Fig. 14 *Hydnotria* (= *Hydnotrya*) dem Mitteltypus an. Fischer (1900) stellt sie nahe zu *Gyro-*

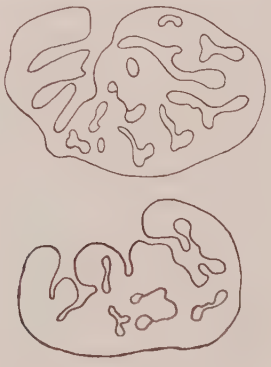


Fig. 14. *Hydnotrya*. ×2. Nach Ed. Fischer 1900. (Alle Mikroaufnahmen von W. Skisliewicz, die Kopien von H. Guggenthall-Schack.)

cratera. Letztere besitzt nur eine Mundöffnung und gehört zum kupulaten Typus. Diese *Peziza*-Verwandtschaft wird durch ein Exemplar einer Art aus England, die Fischer (1927) als *Gyrocratera Ploettneriana* f. *sabuletorum* Ramsbottom bezeichnet, noch mehr betont. Der reife Fruchtkörper dieses Exemplares öffnete sich nach Fischer schüsselförmig wie eine *Sarcosphaera* durch lappiges Aufreissen der Wandung. Eine solche Erscheinung ist sonst trüffelfremd. Gleichzeitig konnte Fischer bei diesem Pilz subhymeniale Asci feststellen, wodurch seine Beziehungen zu *Hydnotria*, die Fischer (1900) deutlich herausstellt, noch enger werden. Als wichtiger Unterschied musste aber Fischer erscheinen, dass bei *Hydnotria* „in allen bisher beobachteten und beschriebenen Exemplaren die hohlen Kanäle an zahlreichen Punkten der Fruchtkörperoberfläche münden". Nun erhielt Fischer *Hydnotria*-Exemplare mit zylindrischen Asci, einreihig gestellten Sporen und subhymenialen Asci (also *H. Tulasnei* f. *intermedia*), von denen einige dem normalen *Hydnotria*-Typus angehören, d. h. ihre hohlen Gänge

mündeten an mehreren Stellen der Oberfläche, während einige bei sonst vollkommener Übereinstimmung nur eine grössere Mundöffnung aufwiesen. Durchschnitte (Fig. 14) lehrten, dass hier die Kanäle des Fruchtkörperinnern sämtlich gegen diese hinlaufen „und wohl auch alle in sie einmünden".

Nach meinen Beobachtungen an Material von *Hydnotria Tulasnei* f. *intermedia* von verschiedenen Standorten gehört der Pilz zu der rein gefalteten Gruppe ohne jede Wulstbildung. Die spaltenförmigen Räume (Gänge), die nach aussen münden, werden nicht vom Hymenium, sondern vom Cortex ausgekleidet. Wo Wülste aufzutreten scheinen, lässt sich durch geeignete Schnitte nachweisen, dass es sich um Einfaltungen handelt. Die Bilder Fischer's (1938, Fig. 10, A und B) stehen im Einklang mit meinen Beobachtungen. Werden diese an einem reichen Material, das mir gegenwärtig nicht zur Verfügung steht, bestätigt, so würde dies zur Aufhellung der Beziehungen zu *Gyrocratera*, *Geopora*, *Hydnotryopsis* und *Genea ovispora* viel beitragen. *Hydnotria* würde in die *Geopora*-Gruppe einzugliedern sein, in welcher *Gyrocratera*, die ich nur aus der Beschreibung kenne, eine Form mit Mundöffnung darstellen dürfte.

Wenn Fischer (1900) mit Rücksicht auf *Hydnotria* der Zahl und Lage der Ausmündungen der Kanäle kein allzugrosses Gewicht beimisst, so kann ich dem nicht ganz beistimmen, da bei *Hydnotria* gar keine eigentlichen Mundöffnungen vorzuliegen scheinen. Sofern es sich um Formen vom Mitteltypus handelt, wird das Auftreten einer einzigen Mundöffnung oder deren mehrerer, + nahe beieinander liegender durchaus möglich sein. Pilze aber, von denen die einen ständig nur eine Mundöffnung aufweisen *(Tuber excavatum)*, während die anderen stets zahlreiche und allseits auftretende Mundöffnungen besitzen *(T. aestivum)*, in eine Gattung zu stellen, halte ich für nicht möglich, auch wenn man mir vorhält, dass Buchholtz bei *Tuber puberulum* die gyrophore und die cupulate Entwicklung feststellen konnte. Das sind Ausnahmserscheinungen. Natürlich soll damit nicht gesagt werden, dass die Zusammenfassung der Tuberaceen nach unseren Typen erfolgen soll. Denn diese Entwicklung vom *Peziza*-Becher zum gyrophoren Fruchtkörper hat sich augenscheinlich in mehreren Reihen parallel vollzogen. Daher kommt ähnliches Verhalten bezüglich der Ascus-Form und -Stellung, der Sporen, der Paraphysengebilde (Epithecium) usw. als Ausdruck einer nahen Verwandtschaft gewiss mehr in Frage. Schwankende Bauplanverhältnisse beim Mitteltypus können einer Zusammenfassung nicht hinderlich sein. Durch Zusammenziehung von Pilzen des ersten und letzten Typus in eine Gattung wird der wirkliche Charakter des Cortex (der Peridie) verschleiert und kommt es daher dann zu solchen Ansichten, dass auch bei letzteren ein umfassender Becher existiert und die zahlreichen Ausmündungen, sofern sie überhaupt berücksichtigt werden, müssen dann als sekundär entstanden erklärt werden.

Es soll noch kurz auf eine interessante Erscheinung bei der Sporenbildung von *Hydnotria* hingewiesen werden, die uns beim Wagrainer Material (f. *intermedia*) auffiel.

Bei der Reife sind die Sporen von einer dicken, grobwarzigen Aussenwand umgeben. In jungen Schläuchen sieht man den runden, glatten Sporen von 10 µ Durchmesser einen fast gleichgrossen bräunlichgelben Körper in Form einer Kappe aufsitzen, so dass die Innenseite desselben konkav, die Aussenseite konvex ist. Diese Körper hat Fischer (1897 b; Fig. 205, E, F) abgebildet, ohne sie in der Beschreibung zu erwähnen, in welcher von den reifen Sporen angegeben wird, dass sie ein sehr dickes, unregelmässig grobwarziges Epispor besitzen. Bei der Weiterentwicklung vergrössert sich nach unseren Beobachtungen nicht nur die Spore, auch die Kappe nimmt zu und umfliesst allmählich die ganze Spore und bildet endlich die warzige Hülle. Diese Warzen greifen ineinander ein, können sich auch gegenseitig abflachen. Die so gebildete Sporenkette hält ziemlich fest zusammen.

Nachträglich entdeckte ich, dass auch schon Němec (1929) die Bildung der Warzenhülle, nach seiner Meinung ist es das Exospor, studiert und den Vorgang mit unseren Beobachtungen übereinstimmend beschrieben hatte. Seiner Angabe, dass Dittrich (1902) bei *Helvella infula* und Lagarde (1906) bei *Lachnea Woolhopeia* ganz ähnliche Gebilde gesehen habe, kann ich nicht beipflichten, da unsere Kappen ganz anderer Natur sind.

Innerhalb der Warzenhülle sehe ich deutlich eine dicke glatte Membran, die als Epispor anzusehen ist. Unter Endospor versteht man heute eine ganz dünne Haut, die nur bei der Keimung der Spore sichtbar wird. Daher ist die warzige Hülle als Perispor zu bezeichnen. Sie wird sichtlich vom Epiplasma gebildet.

Bezüglich der Skulpturen der Ascosporen stellte Malençon (1930) genauere Untersuchungen bei *Ciliaria asperior* (Nyl.) Boud. an. Danach teilt sich die ursprünglich homogene Haut später in zwei Schichten, von denen die äussere zum Perispor, die innere zum Epispor wird. Die Skulpturen differenzieren sich innerhalb der Perisporschicht und sitzen dem Epispor fest auf. Die gleichen Verhältnisse wie bei *Ciliaria* beobachtete Malençon bei anderen Ascomyceten. Auch bei ganz glatten Sporen ist das Perispor vorhanden. Bezüglich der Skulpturierungen räumt Malençon ein, dass sie auch als Auswüchse des Epispors entstehen könnten, doch sei er durch seine Beobachtungen zur Annahme gedrängt, dass sie in den meisten Fällen wie bei *Ciliaria* innerhalb des Perispors durch einen Differenzierungsvorgang entstehen. Gwynne-Vaughan & Williamson (1933) kommen bei den Sporen von *Lachnea scutellata* zu der Überzeugung, dass die äusseren Skulpturen von dem Epiplasma stammen und dass sie in einer bestimmten Abhängigkeit von den innerhalb der Wand verlaufenden Cytoplasmasträngen gebildet werden. Nach Greis (1939) werden die Stacheln (*Tuber brumale*) und die Leisten (*T. aestivum*) der Sporen vom Ascusplasma gebildet. Wenn

also wie bei den Basidiomyceten auch hier als Epispor eine von der Spore her gebildete Wand und als Perispor eine von aussen aufgelagerte Wand verstanden würde, so ist bei *Lachnea*, *Tuber* und *Hydnotria* die Skulptur als Perispor aufzufassen.

Eine dem Aussehen nach ähnlich dickwandige Sporenmembran wie bei *Hydnotria* beschreiben Bessey & Thompson (1920) bei *Genea cubispora* n. sp.

Hier sei das Verhalten der Sporen von *Genea verrucosa* bei Behandlung mit verschiedenen Reagentien erwähnt. Die Sporen sind fein- und kurzstachelig. Ein Schnitt durch den Fruchtkörper wurde in schwach verdünnter Salzsäure zweimal leicht aufgekocht, in Wasser gewaschen, in Glyzerin überführt und abermals zwei- bis dreimal erhitzt. Nach etwa 1,5 Stunden zeigte sich nach leichtem Klopfen auf das Deckglas Bildung von Luftblasen im Innern der Sporen. Die Sporenwand ist dabei fast völlig unverändert geblieben (Skisliewicz). Auf diese Erscheinung macht de Bary (1884) aufmerksam. Er beobachtete Luftblasen in den Sporen von *Peziza abietina* bei austrocknendem Plasmakörper: Die in der frischen, turgescenten Spore dispers verteilte Luft-, bezw. Gasmenge wird durch Verminderung des Wassergehaltes bei einer bestimmten Plasmadichte als deutliches Luftbläschen sichtbar. Dieselbe Erscheinung kann beobachtet werden, wenn manchen Sporen wasserentziehende Mittel wie Alkohol, Glyzerin usw. zugesetzt wird. Skisliewicz setzte stark konzentrierte Salzsäure zu. Während die Sporen unversehrt blieben, wurden die anderen Geflechtselemente wie Ascuswand, Paraphysen, Hyphen so angegriffen, dass nur mehr ganz schwache Spuren dieser Teile zu sehen waren.

Durch Erhitzen in konzentrierter Salpetersäure brachte Skisliewicz die Membranskulptur zum Verschwinden, so dass das Epispor glatt erschien. In Wasser gewaschen und in Glycerin überführt brechen die Sporen beim Klopfen auf das Deckglas auf. Aus dem gesprengten Epispor tritt das dünnwandige Endospor heraus.

Während die bisher erwähnten Pilze (und *Stephensia*) vom cupulaten Typus subhymeniale Asci zeigen, ist bei *Tuber excavatum* keine palisadenförmige Ascuslage mehr vorhanden, die Asci haben alle möglichen Stellungen. Und doch kann man nicht behaupten, dass sie völlig regellos über die Trama verteilt sind, denn sie bilden eine Schicht, die zwischen den Venae internae und Venae externae verläuft. Wenn endlich bei manchen Tuber-Arten im reifen Zustand infolge sehr reichlicher Ascusbildung die beiden Venensysteme sehr zusammengedrückt und streckenweise verlagert werden, so ist es bei sehr intensiver Verzweigung der Wülste schliesslich schwierig, die Venensysteme auf einem Schnitte zu verfolgen. In Jugendstadien sind sie aber sehr gut zu sehen und sind die lockeren Hyphengeflechte der Venae externae deutlich von der Paraphysenpalisade gesäumt, die man gegen die Mündungsstellen hin in das Pseudoparenchym des Cortex übergehen sieht.

Ergänzend sei noch bemerkt, dass nicht nur die oberflächlich liegenden Schichten zur Cortexbildung befähigt sind, sondern auch im Innern liegende Teile. Dies lässt sich deutlich an Frassstellen bemerken, die von dickwandigem, gebräuntem Geflecht gesäumt werden. Ein solches Vernarbungsgeflecht wird bei Basidiomyceten durch die Bildungshyphen bewerkstelligt. So bezeichne ich jene zarten Hyphenäste, die mit Protoplasma reich erfüllt sind und die sich noch sehr wachstumsfähig erweisen. Nun sind auch bei den Trüffeln (z. B. *Tuber aestivum*) neben den die Hauptmasse bildenden, 2—3 μ breiten und parallel verlaufenden Tramahyphen und den 8—10 μ breiten ascogenen Hyphen häufig 2—3 μ breite Hyphen zu beobachten, die sich in grosser Zahl zwischen den anderen Elementen durchdrängen. Ihr Verlauf ist meist nur auf kurze Strecken zu verfolgen. Nach allem handelt es sich auch hier um Bildungshyphen, die sich bei Neubildungen durch Wachstum oder Stoffabgabe beteiligen.

Von *Tuber excavatum* standen uns junge Exemplare nicht zur Verfügung. Nach Malençon's Beobachtungen an *Tuber excavatum* werden die hymenialen Falten (wir sagen Wülste) zunächst von der Paraphysenpalisade überzogen. Bald erscheinen unterhalb der Palisade breite, ovale Schläuche, die auf einem kurzen Stielchen sitzen. Am Anfang, wo noch wenig Asci gebildet sind und das Hymenium relativ dünn ist, hat man den Eindruck einer monostraten Lage. Die später erzeugten Asci, die unterhalb in verschiedenen Höhen entstehen, haben keinen Platz mehr und drängen bei ihrer Vergrösserung die zuerst gebildeten immer mehr hinauf. Infolge der langen Dauer der Ascuserzeugung wächst die Dicke der Hymeniumschicht (Ascusschicht) beträchtlich.

Das Verzweigungssystem eines Ascusbüschels lässt sich bei *Tuber aestivum* nur in wenigen Fällen halbwegs erkennen, da bei den Versuchen, die Schnitte durch Zupfen zu lockern, die Asci fast immer an der Basis ihres kurzen Stielstückes abreissen. Nur in unreifen Exemplaren gelingt es manchmal, einige einem Büschel angehörige Asci in ihrer Verbindung zu isolieren. Dabei zeigt sich, dass manche Asci durch ganz kurze, nur einige μ betragende Hyphenstücke entfernt sind, während bei anderen der Abstand 140 μ und mehr beträgt. Die Traghyphen sind gegenüber den grossen Ascusballen recht schwach. An der Stielbasis unterhalb der Asci zeigen sich sehr häufig schnallenartige Hakengebilde. Sehr oft ist die Hakenspitzenzelle verlängert und von der Stielzelle frei, so dass der Ascus zweifüssig erscheint. Es macht auch manchmal den Eindruck, dass die Hakenspitze (wie bei anderen Ascomyceten) zu einem neuen Tragfaden auswachsen kann. Zweibeinige Asci konnten wir bei verschiedenen Tuberaceen beobachten (vgl. ausserdem die Fig. von *Cryptica* bei Hesse 1884). Dasselbe stellte auch Dangeard (1894) bei *Tuber melanosporum* fest und verweist auf die gleiche Erscheinung bei Pezizaceen. Es sieht so aus, sagt Dangeard, wie wenn die Asci ihre Entstehung dem Zusammen-

wirken zweier verschiedener Fäden zu verdanken hätten, in Wirklichkeit liege aber eine Biegung des fertilen Fadens vor.

Da die Seitenäste des sympodialen Ascusbüschels nicht die Tendenz zur (Aufwärtskrümmung darf hier nicht gesagt werden, da dieser Ausdruck nur stimmt in Fällen, in denen das Hymenium horizontal liegt; dies ist selbst bei Bechern nur in beschränktem Mass der Fall, bei Hymenien mit Wülsten oder Leisten haben die Hymenien alle erdenklichen Lagen) Krümmung gegen die Paraphysenpalisade haben, so kommen die Asci in alle möglichen Stellungen. Ausserdem treten durch die starke Vergrösserung der Asci und den beengten Raum Verlagerungen auf und die immer neu entstehenden Sympodienäste müssen sich ihren Weg durch die entstandenen Lücken suchen. Interessant ist, dass auch schon bei Pilzen mit sehr regelmässigen Hymenien abnorm stehende Asci zur Entwicklung kommen. So schreibt Claussen (1912) bei *Hymenia confluens* bezüglich der Hyphen, die nach der Verschmelzung der Hakenspitzenzelle mit der Hakenstielzelle aus dieser zweikernig gewordenen Zelle hervorsprossen: „die auswachsenden Hyphen können alle möglichen Richtungen einschlagen; an die Krümmungsebene des Hakens sind sie keineswegs gebunden. . . Im allgemeinen sind die Haken so orientiert, dass ihr Bogen nach der Oberseite des Fruchtkörpers gerichtet ist. Dann und wann beobachtete ich aber auch invers gestellte. Die aus ihnen in ganz normaler Weise gebildeten Asci dringen mit ihrem oberen Ende in das Fruchtkörpergewebe ein und sind daher nicht imstande, ihre ebenfalls normal sich ausbildenden Ascosporen nach aussen zu entleeren."

7. Einige fragliche Typen.

Fischer hatte früher (1897) einen Teil der Trüffeln bei den Plectascineen untergebracht. Von diesen werden (1938) von ihm die einen als Familie der Terfeziaceae bei den Tuberineen eingereiht, während *Choiromyces*, *Hydnobolites* u. a. zu den Eutuberaceen gezogen werden. Es ist bei *Choiromyces* allem Anschein nach sehr wahrscheinlich, dass sie dem Wulsttypus angehört und ihre Kammern durch Verwachsung der Wülste zustande kommen. Bucholtz (1908) hat die Entwicklung von *Choiromyces* studiert und findet seine „Grundschale" auch hier. Um dies recht anschaulich zu machen, müsste man, sagt Bucholtz (1910), seine Figur (1908) umdrehen. So bringt sie Fischer (1938, Fig. 13). Die Grundplatte soll von x nach y reichen. Dies erscheint mir aber nicht als unanfechtbar. Denn es scheinen doch dort eine kleine und eine halboffene Kammer nach unten und aussen geöffnet aufzutreten und die übrigen Vertiefungen sind auch ± scharf gerandet, was für eine Becherschalenaussenseite recht seltsam ist. Für die Deutung dieser Partie als Grundschale spricht nur die verhältnismässig grössere Dicke der kammerfreien Partie und die Richtung der meisten Tramawülste. Doch könnte man fast mit demselben

Recht die dicke Tramapartie links für den Ausgangspunkt der meisten Tramawülste ansehen.

Ein zu den Plectascineen gehöriger Pilz wurde von Lindau (1899) als *Amylocarpus* beschrieben. Er weist im reifen Zustand eine Peridie aus 3—4 μ dicken, derbwandigen Hyphen auf, während das ganze Innere aus einem dichten Geflecht sehr feiner, 1—1,2 μ dicker Fäden besteht. (Lindau nennt sie Capillitiumfäden; man wird sie aber wohl besser als Tramahyphen bezeichnen.) In dieses Geflecht ist ein System breiter, reich septierter und vielfach hin- und hergebogener Hyphen eingebettet, die nur Asci erzeugen: es sind die ascogenen Hyphen. Ihre Anlage muss später stattfinden. Lindau ist der Meinung, dass das ganze System der ascogenen Hyphen auf eine einzige Initiale zurückzuführen ist, da es nach seinen vielen Beobachtungen eine zusammenhängende Einheit bildet. Die Asci verschleimen.

Nun wird für *Hydnobolites* charakteristisch angesehen, dass keine Tramaadern ausgebildet sind und die Asci völlig regellos im Fruchtkörpergeflecht eingebettet sind. Der Pilz zeigt deutlich Wülste, zwischen denen Spalten liegen, die nach aussen münden. Da nun bei manchen Tuberarten im reifen Zustand die Adern recht undeutlich werden, so zieht ihn Fischer jetzt zu den Eutuberaceen. Es wäre aber doch vielleicht der ursprünglichen Auffassung Fischers (1908), dass *Hydnobolites* von einfacheren (Plectascineen-) Formen wie *Amylocarpus* abgeleitet werden könnte, näher zu treten. Es würde dann *Hydnobolites* den Wulsttypus unter den Plectascineen darstellen. Es ist ein Becher oder eine Grundschale für das Auftreten von Wülsten nicht erforderlich. Wie Strünke durch Wulstbildung ihre Oberfläche vergrössern, so können dies natürlich auch rundliche Körper tun. Wir kennen bei den Gastromyceten Formen, bei denen sich von der Basis aus Zweige entwickeln, die sich reichlich koralloid verästeln und dabei häufig Anastomosen bilden. So kommt es schliesslich zu einem System sehr feiner Tramaadern, die kammerartige oder labyrinthische Räume umgrenzen, welche von Basidien erfüllt oder gesäumt sind. Ein koralloider Pilz scheint nach allem *Eoterfezia* zu sein. Nach Atkinson (1902) strahlen von der Basis sterile Adern aus, die sich verästeln und schliesslich mit der dünnen Peridie vereinigen. Die fertilen Felder aus Asci und Traghyphen erfüllen die Zwischenräume zwischen den Adern. Es sieht danach ganz so aus, wie wenn auch hier die Tramaäste peripher eine Peridie durch Verschmelzung ihrer Enden bilden und so eine Tramalperidie wie bei vielen Gastromyceten zustande käme. (Bei *Balsamia* verschmelzen die Enden der dicken Tramawülste und kommen dadurch Kammern zustande, was in gewisser Hinsicht vergleichbar ist.)

Da nun bei den Terfeziaceen sterile, netzig anastomosierende Adern auftreten, so ist ganz gut denkbar, dass hier ebenfalls ein koralloider Bau zugrunde liegt. Bei manchen Formen wie *Tirmania* ist im Schnitt die von der Basis ausstrahlende koralloide Verzweigung des Adernsystems auffällig,

bei anderen ist ein mehr gleichmässiges Netz ausgeprägt. Doch auch bei Gastromyceten kann diese Erscheinung auftreten und ist der wahre (oft koralloide) Bau nur aus Jugendstadien zu erschliessen.

Die Terfeziaceen können in ihrem Bau mit den Sclerodermataceen verglichen werden. Ihre Ascinester nehmen von den Tramaadern her ihre Entstehung. Wenn sich die Terfeziaceen als Endglieder der koralloiden Entwicklung der Tuberineen erweisen sollen, müssen ihre sterile Adern heterogenes Tramageflecht sein. Bei Plectascineen treten die Asci nicht im Zusammenhang mit Tramaadern auf. Ist *Hydnobolites* eine Plectascinee, so müssen ihre Wülste auch schon in der Jugend entsprechend gebaut sein, d. h. es dürfen die Asci nicht von heterogenen Tramazügen erzeugt werden.

Es gehören also zu den Trüffeln Pilze, die sich deutlich von den Pezizaceen herleiten, wobei sich mit der Steigerung der Wulstbildung eine Reduktion des Bechers vollzieht. Dann scheint eine Gruppe von koralloidem Bau vorhanden zu sein, die vielleicht das Endglied dieser Entwicklung darstellt. Endlich gehören noch Vertreter der Plectascineen dazu.

8. Trüffeltypen nach Malençon.

Da Malençon in wichtigen Belangen zu einer anderen Auffassung kommt, müssen wir uns nun seinen Ausführungen zuwenden:

Malençon unterscheidet drei Gruppen:

1. Die Superae. Sie sind nach Art einer jugendlichen *Peziza* gebaut. Der Becher trägt innen das Hymenium, besitzt basalen Myzelansatz und eine apikale Mundöffnung. Ein gewichtiger Unterschied zu einem echten Discomyceten besteht darin, dass sich der Becher nicht öffnet. Die Überdeckung des Hymeniums wird auf zweierlei Arten bewerkstelligt: entweder entsteht eine pseudoparenchymatische Hülle über dem Hymenium durch Auswachsen der Paraphysen oder die Fruchtkörperhöhle wird durch Wulstbildung vollständig ausgefüllt, so dass sich die Wülste gegenseitig völlig zusammenpressen *(Genea, Pachyphloeus, Myrmecocystis, Pseudobalsamia)*.

2. Die Inferae. Die Mundöffnung liegt nach unten gerichtet wie bei *Hydnocystis*. Das Hymenium ist glatt, doch häufiger gefaltet. Dies ist die Gruppe der eigentlichen Trüffeln *(Stephensia, Tuber*, vielleicht auch *Terfezia)*.

3. Die Ubiquariae. Auch sie leiten sich von Pezizaceen ab, und zwar von der Art einer *Sepultaria*, die sich später aber öffnet, während die Trüffeln dieser Gruppe geschlossen bleiben. Das Hymenium bekleidet die Innenseite der Kugel. Indem sich das Hymenium ausbuchtet und die so entstandenen Falten miteinander verschmelzen, wird das Innere schliesslich in Kammern, logettes, geteilt *(Geopora, Hydnotryopsis, Balsamia)*. Malençon gibt dazu in seiner Figur 3 einen Schnitt, der nicht einen nach innen gefalteten, sondern einen gewulsteten Fruchtkörper zeigt. Dies stimmt nicht völlig auf *Geopora*, welche auch rein gefaltete Formen umfasst. In Fig. 4, 13 stellt er einen Schnitt durch *Geopora* dar, der Falten [und einen

Wulst] zeigt. Nur so lässt sich die Gattung *Geopora* schematisch wiedergeben. Die Stellung von *Balsamia* unter den Ubiquariae hält Malençon für ein wenig zweifelhaft. Die Tatsache, dass einige Arten auch Exemplare aufweisen, die durch ein sehr deutlich basales Mycelium im Boden verankert sind (*B. platyspora*, *B. fragiformis*), lässt auch Malençon Beziehungen zu der amerikanischen Gattung *Pseudobalsamia* und folglich mit den *Superae* sehen.

Die Ubiquariae sollen primär, d. h. von allem Anfang an geschlossen sein. Aber es ist doch sicher nicht zu bezweifeln, dass alle Discomycetenhohlkugeln auf Becher zurückzuführen sind. Es kommen alle Übergänge von weit offenen über kleinmündige zu geschlossenen Fruchtkörpern vor. Auch die angiokarpe Anlage vieler Discomyceten, die durch Zerreissen der Decke in einen gymnokarpen Fruchtkörper übergeht, ist nur auf eine frühe Überwölbung des Discus vom Rand her und auf Verwachsen der Margo-Hyphen zurückzuführen.

In Malençon's Ansicht orientieren die Superae ihre Wülste gegen einen oberen Pol, die Inferae gegen einen unteren Pol, die Ubiquariae gegen einen zentralen Pol. Alle drei haben eine vertikale Symmetrieachse und die Ubiquariae ausserdem, nach Art einer Kugel, ein Symmetriezentrum. Alle 3 Typen werden auf einen sich öffnenden Pezizabecher zurückgeführt; bei den Superae und Inferae ist das Ausbreitungsbestreben noch vorhanden, bei den Ubiquariae verzögert oder völlig fehlend. Die Tuberaceen sind mithin nach seiner Meinung Discomyceten, welche in einem frühen Stadium der Ontogenese, das der Ausbreitung vorausgeht, fixiert sind, d. h. sie sind bezüglich des Bechers im Jugendzustand erstarrte Formen. Das Hymenium ist von dieser Erstarrung nicht ergriffen, es setzt vielmehr seine Entwicklung fort.

Bei den Pezizaceen gestattet der Becher eine Verbreiterung der Hymenialfläche durch seine Zerreissbarkeit, seine Gebrechlichkeit und die geringe Widerstandsfähigkeit des Randes. Bei den Tuberaceen ist dies nicht der Fall. Dementsprechend sind hier drei Möglichkeiten vorhanden.

1. Die Peridie (ich sage der Becher) nimmt an der Faltung des Hymeniums teil. *Geopora* (es ist die Art der Oberflächenvergrösserung, die ich als Faltung bezeichnet habe).

2. Das Hymenium passt sich in seiner Vergrösserung der des Bechers an (*Hydnocystis*).

3. Die Hymeniallage macht Falten, um den Raum möglichst auszufüllen. (*Balsamia*, *Pachyphloeus*, *Tuber* usw.) Diesen Fall hält Malençon für den häufigsten.

Hierzu wäre zu bemerken, dass bei vielen *Tuber*-Arten keine Ausfüllungen der Becherhöhle durch Falten stattfindet, sondern ein mächtiges Hervorquellen der Erhebungen aus dem Becher. Ferner tritt nicht eine Faltung der Hymeniallage (membrane hyménienne) ein, wodurch zwischen

Becherwand und Falten Hohlräume entstehen müssten, sondern es wachsen massive Hymenophore in die Höhe.

Die Superae lässt Malençon aus einer Pezizacee vom Typus *Galactinia* mit basalem Myzelansatz hervorgehen und gelangt über *Genea hispidula* mit glattem Hymenium über *G. sphaerica* und *Pseudobalsamia* zu *Pachyphloeus*.

Für die Trüffeln mit basaler Mundöffnung geht Malençon von einer Form wie *Lachnea* aus, deren Borsten im erdnahen Teil in Rhizoiden übergehen. Von hier gelangt er zu *Hydnocystis* mit amphigenem Myzel und basalem Ostiolum. Der Sprung erscheint zu unvermittelt. Aus einem Pezizabecher kann ein Becher mit basaler Mündung nur durch Drehung abgeleitet werden. Sonst müsste man für die Ableitung der Pezizaceen und Tuberaceen eine Urform annehmen, die ringsum mit Hymenium überzogen war (nach Art von *Sphaerosoma*) und sich an vielen Punkten durch Rhizoiden ernährte. Durch Auftreten einer aequatorialen Wachstumszone entstand ein flächiger Fruchtkörper (nach Art von *Rhizina*), der dann durch hyponastisches Wachstum zum Pezizabecher, bei epinastischem zu den Inferae führte, wobei in beiden Fällen die Aussenseite steril wurde. Wir haben uns der Ansicht Bucholtz's angeschlossen, nach der die inverse Lage der betreffenden Tuberaceen erst sicher erwiesen werden müsste, und glauben, dass die inverse Lage vielleicht auf äussere Umstände zurückzuführen sein könnte (s. o.).

Von *Hydnocystis* gelangt Malençon über *Stephensia*, *Tuber excavatum* zu *Tuber nitidum*, bei welcher die Innenhöhle bereits völlig von Hymenophoren erfüllt ist. Von hier ab sieht Malençon die Verhältnisse ganz anders. Er vermerkt, dass bei *Tuber Caroli* und *T. rufum*, zwei Verwandten von *T. nitidum*, die Konvergenz der Wülste nicht mehr so ausgeprägt ist, die Venen sich zu entfernen scheinen und merklich voneinander entfernt an der Basis der Peridie münden. Mit dieser Störung verbindet sich nach Malençon das Verschwinden des Ostiolumrestes. Die basale Depression verschmälert sich, zieht sich in die Länge und bildet sich zu einer einfachen, buchtigen Spalte um, längs welcher sich die Mündungen der Glebavenen anreihen. Daher finde man Exemplare, bei denen weder das Fleisch noch die Peridie irgendeine Polarität besitzen. Ähnliches sei auch bei denen mit apikaler Öffnung (*Pachyphloeus citrinus* mit rundlicher, *P. conglomeratus* mit länglicher Öffnung) zu beobachten. Trotz dieser Änderungen im Venenverlauf und in der Form des Ostiolums bleibe aber doch der bisherige Grundplan erhalten. Eine viel stärkere Desorganisation trete oft bei *Tuber rufum* in Erscheinung und werde bei zahlreichen Trüffelarten, z. B. *T. aestivum*, *brumale* und *melanosporum* (Perigordtrüffel), zur Regel. Man sehe an verschiedenen Punkten der Oberfläche dieser Arten ansehnliche und zahlreiche Spalten analog dem früheren Ostiolum in Bildung. Damit höre auch das Konvergieren der Venen gegen die eine Öffnung auf, vielmehr konvergieren sie nunmehr auch gegen die eine oder andere der

neuen Öffnungen. Dies sei weniger bemerkbar bei Exemplaren, bei denen noch das primitive Ostiolum vorherrscht, übersteigere sich aber in anderen Exemplaren.

Auch Malençon hält es für möglich, dass sich *Terfezia* von trüffelähnlichen Formen entwickelt habe. Nach seiner Ansicht spricht dafür, dass die Asci der jungen *Terfezia* mit einer gewissen Regelmässigkeit an der Peripherie der fertilen Inseln angeordnet sind und dass sie von deutlichen Paraphysen umgeben sind, welche das Geflecht der Venen aus sich entstehen lassen.

Was *Tuber aestivum* anlangt, ist Malençons Ansicht mit unseren Beobachtungen nicht zu vereinbaren, stellt er sie doch mit ihren nächsten Verwandten an das Ende der Inferae. Danach wäre die Peridie nicht epithecialer Natur, sondern Bechertrama. Dass sich nun in einer solchen sekundär Öffnungen gebildet haben, zu denen einige Venen hinlaufen sollen, erscheint von vornherein sehr unwahrscheinlich und stimmt mit unseren Beobachtungen nicht überein. Bei der Gleichheit des Aussehens von Tramacortex und Epithecialcortex ist natürlich eine solche Deutung begreiflich. Während ein Zusammenneigen von Venen gegen eine sekundär entstandene Öffnung unvorstellbar ist, ist das Ausmünden einer Vena externa zwischen zwei Wülsten, die dann als gegen die Mündung hinneigend erscheinen müssen, ganz selbstverständlich. In jungen Exemplaren ist von uns nur Wulstbildung beobachtet worden. (Nur in einem Exemplar war etwas Ähnliches wie eine Grundschale zu beobachten.) Die Zusammensetzung selbst der Oberflächenwarzen aus mehreren Wülsten und externen Venen kann nicht anders gedeutet werden. Dazu kommen noch die Ergebnisse der Untersuchungen von Bucholtz über die Entwicklung von *Tuber puberulum*. Malençon übergeht die Beobachtungen Bucholtz's nicht. In einer Anmerkung geht er folgendermassen auf sie ein:

Die interessanten Untersuchungen von Bucholtz haben gezeigt, dass das Receptaculum bei *Tuber puberulum* zuerst klein, punktförmig bleibt und eine knollige, vergleichsweise riesige Glebamasse erzeugt. In einem vorgeschritteneren Stadium vergrössert sich das Receptaculum und entwickelt dann die fertile Masse. Diese momentane Verzögerung des Wachstums ändert in keiner Hinsicht die schliessliche Morphologie der in Frage stehenden Art; doch, wenn man annimmt, dass sie sich ins Unendliche steigert, kann man dies als eine Tendenz zur Atrophie des Peridiums betrachten. Überdies zeigt sich, dass, je mehr man sich den hypogäischen Formen nähert, um so mehr die Gleba über die Peridie das Übergewicht bekommt, deren Gegenwart immer weniger notwendig zu sein scheint. Dies kann nicht nur bei den Tuberaceen beobachtet werden, sondern auch bei den Hymenogastraceen (s. *Gautieria morchellaeformis*, wo die allgemeine Hülle fehlt).

Da Malençon auf Grund seiner Untersuchungen *Hydnobolites* als einen extremen Fall dieser Entwicklungsart ansieht, bei welchem unter stärkster Reduktion des Bechers die hymenialen Wucherungen fast den ganzen Frucht-

körper ausmachen, so ist daraus zu ersehen, dass er sich den Gedankengängen von Bucholtz nicht verschliesst. Doch wird von Bucholtz (1903) bei der normalen Entwicklung von *Tuber puberulum* nichts über eine spätere Vergrösserung des Receptaculums (= des Bechers) erwähnt, nur für einige Fälle wird eine andere Art der Entwicklung angegeben, indem durch schwächere Wulstbildung und stärkeres Wachstum des Bechers Fruchtkörper von der Form eines jungen *Tuber excavatum* zustande kommen. Dabei ist festzuhalten, dass Bucholtz an der basalen Lage der Mundöffnung bei diesem Pilz zweifelt. Bucholtz entdeckte gerade bei *T. puberulum* an der Basis des Fruchtkörpers die Grundschale und sieht aus den peripheren Teilen der Wülste die Peridie entstehen. Dass Malençon die Angaben von Bucholtz über die normale Entwicklung von *T. puberulum* missverstanden hat, geht daraus hervor, dass er bei *Hydnobolites* hervorhebt: Hier wächst im Gegensatz zu *Tuber puberulum* das Receptaculum nicht und infolge dessen gibt es auch hier niemals eine Glebahülle.

Ich glaube auch nicht, dass man sagen kann, dass bei fortschreitender Entwicklung zur unterirdischen Lebensweise eine Peridie immer weniger notwendig erscheint. Sie kommt uns nicht nur als Druckgeflecht sehr wichtig vor, sondern sie ist auch tatsächlich bei tief im Boden zur Entwicklung gelangenden Arten festzustellen. Die Unklarheit ist in dem Gebrauch des Ausdruckes Peridie für heterogene Dinge begründet. Das Wort Peridie wird von Malençon statt Becher gebraucht. Solange es sich nun um den Bechertypus handelt, geht diese Bezeichnung für den Becher noch leidlich an, bei Rückbildung desselben muss man dann sagen, dass keine Peridie vorhanden ist. Dies steht aber mit dem allgemeinen Sprachgebrauch im Gegensatz, denn *Tuber aestivum* wird gerade als mit derber Peridie versehen bezeichnet. Ebenso ist die heute immer mehr verwendete Bezeichnung des Hutes der Agaricales als Peridie abzulehnen. Wir wissen, dass der Hut nicht bloss eine Umhüllung darstellt, seine Hauptaufgabe ist die Bereitstellung von Baustoffen. So ist es auch mit dem Tramalbecher der Pezizaceen, der nur in seinem peripheren Teil Schutzfunktion hat. Solche Schutzgeflechte sind als Cortex zu bezeichnen. Auch sie können verschiedenen Ursprungs sein. Während beim Bechertypus ein Bechercortex vorliegt, setzt sich die Rinde beim Wulsttypus aus einer sehr grossen Zahl von Epithecialcortices zusammen, welche durch die sklerotisierten Hyphen der Mündungen der Venae externae zu einem scheinbar einheitlichen Gebilde vereinigt sind.

Unsere letzten Ausführungen zeigen an einem Beispiel, wie gegensätzlich die Auffassungen sein können, obwohl über die Ableitung der meisten Tuberineen von den Pezizales und ihre Höherentwicklung durch Steigerung in der Wulstbildung Einigkeit herrscht. Nach Malençon wird die Oberflächenvergrösserung durch die feste Peridie veranlasst. Doch könnte man mit demselben Recht oder Unrecht sagen: infolge Wulstbildung braucht sich der Becher nicht zu öffnen. Ferner muss bedacht werden,

dass die stärkste Wulstbildung gerade dort stattfindet, wo der Becher im Verschwinden begriffen ist. Es wird daher wohl am besten sein, die Wulstbildung nicht mit morphologischen Verhältnissen in Zusammenhang zu bringen, sondern als eine sich weiter entwickelnde Eigenschaft anzusehen, die unabhängig von beengten Raumverhältnissen auch bei den Helvellineen zur Entwicklung kam. Dies und das getrennte Auftreten von Hymeniumlagen bei Morchellaceen veranlasste Bucholtz (1910) die Helvellineen von den Eutuberaceen abzuleiten. Dies müssen wir ablehnen. Denn ausser anderem besitzen die Helvellineen Asci, die zylindrisch geformt sind, sich mit einem Deckel öffnen und in einem regelmässigen Hymenium stehen. Es ist uns unvorstellbar, dass Pilze bei ihrer Entwicklung aus den Pezizaceen diese Eigenschaften verloren und am Ende wieder erworben haben. Vielmehr müssen wir sagen, dass sich Falten- und Wulstbildung sowie getrennte Hymenienlagen schon bei den Pezizineen finden und auch bei deren Nachkommen, den Tuberineen, auftreten.

Zusammenfassung.

Die anfangs gestellten Fragen sind folgendermassen zu beantworten:

1. Die Tuberineen beginnen mit Formen von ausgeprägtem Becherbau und wenig gewulsteter Innenseite: Bechertypus, eine Mundöffnung. Bei fortschreitend schwächerer Entwicklung des Bechers und stärkerer Ausbildung der Wülste treten einzelne derselben in die erweiterte Becheröffnung: Mitteltypus, Zahl der Mundöffnungen schwankend, ein bis mehrere. Bei weiterem Fortschreiten dieser Entwicklung tritt der Becher gegenüber der ungeheuren Wulstbildung ganz zurück. Wulsttypus, Mundöffnungen (oft vermauert) als Austrittsstellen der zwischen den Wülsten gelegenen Täler zahlreich an der ganzen Oberfläche des Fruchtkörpers.

2. Die Steigerung der Zahl der Öffnungen hängt mit dem Hervortreten der Wülste aus dem Becher zusammen.

3. Während beim ersten Typus der Bechercortex die ganze Bedeckung des Fruchtkörpers übernimmt, entwickeln die Scheitel der hervortretenden Wülste Epithecialcortices, die miteinander dadurch verkittet werden, dass auch die die Tälchen (Venae externae) ausfüllenden Hyphen an den Mündungsstellen zu Cortexgeflecht (Atrosclerocortex) werden. Die warzigen Oberflächenpyramiden bei *Tuber aestivum*, *melanosporum* und *brumale* bestehen in ihrem Innern aus Venae internae und externae.

4. Der Verlust eines regelmässigen Hymeniums, eingeleitet mit dem Auftreten der subhymenialen Asci, ist auf andere Ascussympodien und auf die einsetzende Unfähigkeit der Ascustraghyphen zurückzuführen, sich normal zur Oberfläche der Wülste aufzukrümmen.

Literatur.

Atkinson, G. F., 1902. Three new genera of the higher fungi. II. Eoterfezia. Bot. Gaz. 34.

Bary, A. de, 1884. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze.

Bessey, E. A. and Thompson, Bertha E., 1920. An undescribed Genea from Michigan. Mycologia 12.

Boedijn, K. B., 1939. The Tuberales of the Netherlands Indies. Bull. Jard. Bot. Buit. Sér. III, 16, 2.

Bommer, Ch., 1896. Sclérotes et cordons mycéliens, Mém. Cour. et mém. sav. étrangers. Acad. roy. Belg. 54.

Brierley, W. B., 1915. The „Endoconidien" of Thielavia basicola Zopf. Ann. Bot. 29.

Bucholtz, F., 1901. Pseudogenea Vallisumbrosae nov. gen. et spec. Hedwigia 40.

— 1903. Zur Morphologie und Systematik der Fungi hypogaei (Autoreferat). Ann. Mycol. 1.

— 1908. Zur Entwicklung der Choiromyces-Fruchtkörper. Ann. Mycol. 6.

— 1910. Zur Entwicklungsgeschichte des Balsamiaceen-Fruchtkörpers, nebst Bemerkungen zur Verwandtschaft der Tuberineen. Ann. Mycol. 8.

Buller, R., 1934. Researches on fungi. 6.

Carruthers, D., 1911. Contributions to the cytology of Helvella crispa. Ann. Bot. 25.

Claussen, P., 1912. Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Pyronema confluens. Zeitschr. f. Bot. 4.

Corner, E. J. H., 1929. Studies in the morphology of discomycetes. Trans. Brit. Myc. Soc. 14.

Dangeard, P. A., 1894. La truffe. Le Botaniste. sér. 4.

Dittrich, G., 1902. Zur Entwicklungsgeschichte der Helvellineen. Beitr. z. Biologie d. Pflanzen. 8.

Fischer, Ed., 1897. a) Rabenhorst's Kryptog. Flora. I, 5. Abt. Tuberaceen u. Hemiasceen.

— 1897. b) Tuberineae und Plectascineae in Engler & Prantl, Nat. Pflanz. Fam. I. T., 1. Abt.

— 1898. Bemerkungen über Geopora und verwandte Hypogaeen. Hedwigia 37.

— 1900. Bemerkungen über die Tuberaceengattungen Gyrocratera und Hydnotrya Hedwigia 39.

— 1908. Zur Morphologie der Hypogaeen. Bot. Zeitg. 66.

— 1927. Die Tuberineengattungen Hydnotrya und Gyrocratera und ihre gegenseitigen Beziehungen. Mykol. Beiträge 33. Mitteil. d. Naturforsch. Ges. Bern.

— 1938. Tuberineae. In Engler & Harms, Die nat. Pflzfam. 2. Aufl. 5b, VIII.

Gäumann, E., 1926. Vergleichende Morphologie der Pilze.

Greis, H., 1935. Nidulariopsis melanocarpa Greis nov. gen., nov. spec. und eine neue Form von Sphaerobolus iowensis. Hedwigia 75.

— 1937. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Basidiomyceten. II. Fruchtkörperbildung und Basidienentwicklung von Tylostoma mammosum Fr. Jahrb. f. wiss. Bot. 84.

— 1938. Die Sexualvorgänge bei Tuber aestivum und Tuber brumale. Biolog. Zentralbl. 58.

Greis, H., 1939. Ascusbildung von Tuber aestivum und Tuber brumale. Zeitschr. f. Bot. 34.

Gwynne-Vaughan, H. C. J. & Williamson, H. S. 1933. The asci of Lachnea scutellata. Ann. Bot. 47.

Harkness, H. W., 1885. Fungi of the pacific coast. Bull. California acad. sc. 1.

Henningsˌ P., 1898. Notiz über eine Geopora-Species von Meiningen. Hedwigia 37.

Hesse, R., 1884. Cryptica, eine neue Tuberaceengattung. Jahrb. wiss. Bot. 15.

— 1890—1894. Die Hypogaeen Deutschlands.

Knapp, A., 1924. Entwicklung der *Balsamia platyspora*. Schweiz. Zeitschr. f. Pilzkde 2.

Lagarde, J., 1906. Contr. à l'étude des discomycètes charnus. Ann. Mycol. 4.

Lehmann, S. G., 1918. Conidial formation in Sphaeronema fimbriatum. Mycologia 10.

Lindau, G., 1899. Über die Entwicklung und Ernährung von *Amylocarpus encephaloides* Curr. Hedwigia 38.

Lindau, G. und Schroeter, J., 1897. Pezizineae, in Engler & Prantl. Nat. Pflzfam. I. T., 1. Abt.

Lohwag, H., 1926. a) Zur Entwicklungsgesch. u. Morphologie der Gastromyceten. Beih. z. Bot. Ztrlbl. 42, Abt. II.

— 1926. b) Die Homologien im Fruchtkörperbau der höheren Pilze. Biologia generalis 2.

— 1932. Über Trüffelvorkommen. Verhdl. Zool. Bot. Ges. Wien. 82.

— 1936. Ein Ascomycet mit gametophytischem und sporophytischem Mycel. Öst. Bot. Zeitschr. 85.

— 1940. Ascomyceten und Basidiomyceten in Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie. (Im Druck.)

Lohwag, H., und Peringer, M., 1937. Zur Anatomie der Boletaceen. Ann. Mycol. 35.

Magnus, P., 1890. Die systematische Stellung von Hydnocystis Tul. Hedwigia 29.

Malençon, G., 1930. Observ. s. l. ornements des spores chez les champignons. Arch. de Botanique. 3.

— 1938. Les truffes européennes. Revue de mycologie. 3 (N. S.)

Mattirolo, O., 1900. Gli ipogei di Sardegna e di Sicilia. Malpighia 14.

Němec, B., 1929. Über die Sporenbildung bei Hydnotrya Tulasnei. Vestnik Král. čes. spol. nauk tři Prag. 2, 88.

Tulasne, L. R. & Ch., 1862. Fungi hypogaei. Ed. 2.

Vittadini, C., 1831. Monographia Tuberacearum.

Neue Literatur.

Baldacci, E. Ricerche sul potere patogeno dei miceti. I. Esperienze con la Beauveria Bassiana (Bals. Criv.) Vuill. sul Bombyx mori L. (Atti Istit. Bot. Univ. Pavia ser. IV, XI, 1939, p. 154—189.)

Berdan, Helen. Two new genera of operculate Chytrids. (Amer. Journ. of Bot. XXVI, 1939, p. 459—463, 2 fig.)

Briggs, F. N. and Stanford, E. H. Linkage of factors for resistance to mildew in barley. (Journ. of Genetics XXXVII, 1939, p. 109—117.)

Buchwald, N. F. Douglasiens sodskimmel (Phaeocryptopus Gäumanni). En ny svamp paa Douglasgran i Danmark. (Dansk Skovforenings Tidsskrift 1939, p. 357—382, 12 fig.)

Bucksteeg, W. Über die Monilia-Anfälligkeit unserer Obstarten. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. IL, 1939, p. 11—15.)

Cairns, H. and Muskett, A. E. Phytophthora erythroseptica Pethybr. in relation to its environment. (Annals Applied Biology XXVI, 1939, p. 470—480, 2 fig.)

Castelli, T. Nuovi blastomiceti isolati da mosti del chianti e zone limitrophe. (Arch. Microbiol. IX, 1938, p. 449—468, 4 fig.)

Catanei, A. Étude des teignes du cuir chevelu dans les colonies françaises. (Ann. Inst. Pasteur Algér. XVII, 1939, p. 47—57.)

Delaporte, Berthe. Sur les acides nucléiques des levures et leur localisation. (Revue gén. de Bot. LI, 1939, p. 449—482.)

Delécluse, R. Champignons nouveaux pour la flore marocaine. (Bull. Soc. Sc. Nat. Maroc XVIII, 1938, p. 73—74.)

Dundas, B. and Scott, G. W. Physiologic strains of bean rust. (Phytopathology XXIX, 1939, p. 820—821.)

Elisei, F. G. Ricerche sulla germinazione delle ascospore e sulla origine dei periteci della Sporormia Pollaccii El., n. sp. (Atti Istit. Bot. Univ. Pavia ser. IV, XI, 1939, p. 255—268, 19 fig.)

Emmons, C. W. and Hollaender, A. The action of ultraviolet radiation on dermatophytes. II. Mutations induced in cultures of dermatophytes by exposure of spores to monochromatic ultraviolet radiaton. (Amer. Journ. of Bot. XXVI, 1939, p. 467—475, 14 fig.)

Faull, J. H. A review and extension of our knowledge of Calyptospora Goeppertiana Kuehn. (Journ. Arnold Arboretum XX, 1939, p. 104—113.)

Forbes, I. L. Factors affecting the development of Puccinia coronata in Louisiana. (Phytopathology XXIX, 1939, p. 659—684.)

Goidànich, G. Malattia dell'Ulmus pumila L. causata da una Teleforacea. (Boll. R. Staz. di Patol. Veget. XIX, 1939, p. 103—111, 7 fig.)

Goidànich, G. e Vivani, W. Il ritrovamento dell'ascomicete „Didymosphaeria populina" Vuill. parassita del pioppo. (Boll. R. Staz. di Patol. Veget. XIX, 1939, p. 87—102, 4 fig., tab. V—VI.)

Greeves, T. N. and Muskett, A. E. Skin spot (Oospora pustulans Owen et Wakef.) of the potato, and its control by tuber disinfection. (Annals Applied Biology XXVI, 1939, p. 481—496, tab. XXIV, 1 fig.)

Goto, K. Anthracnose of Digitalis caused by Colletotrichum fuscum Laubert. (Annals of the Phytopathological Soc. of Japan VIII, 1938, p. 1—8, 4 fig.)

Groves, J. W. Some Pezicula species and their conidial stages. (Canadian Journ. of Research XVII, 1939, p. 125—143, 4 fig.)

Hart, Helen und Becker, Hanna. Beiträge zur Frage des Zwischenwirtes für Puccinia glumarum. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. IL, 1939, p. 559—566.)

Hassebrauk, K. Untersuchungen über den Einfluss einiger Aussenfaktoren auf das Anfälligkeitsverhalten der Standardsorten gegenüber verschiedenen physiologischen Rassen des Weizenbraunrostes. (Phytopathol. Zeitschr. XII, 1939, p. 233—276.)

Hawker, Lilian E. The nature of the accessory growth factors influencing growth and fruiting of Melanospora destruens Shear and of some other fungi. (Annals of Bot. n. ser. III, 1939, p. 657—675, tab. XXI.)

Heim, R. Sur l'existence de bolets à tubes libres. (Compt. Rend. Acad. Sc. Paris CCVIII, 1939, p. 375—376.)

Heim, R. et Bouriquet, G. Maladies et champignons du giroflier à Madagascar. (Revue Path. vég. XXVI, 1939, p. 5—35, 3 tab., 9 fig.)

Heim, R. et Bouriquet, G. Maladies et champignons du giroflier à Madagascar. (Revue de Pathol. végét. et d'Entomol. agricole XXVI, 1939, p. 5—35, 9 fig., tab. I—III.)

Heintzeller, J. Das Wachstum der Schimmelpilze in Abhängigkeit von den Hydraturverhältnissen unter verschiedenen Aussenbedingungen. (Archiv f. Mykrobiol. X, 1939, p. 92—132.)

Höhnk, W. Ein Beitrag zur Kenntnis der Phycomyceten des Brackwassers. (Kieler Meeresforschungen III, 1939, p. 337—361, 8 fig.)

Horn, K. Hydnum septentrionale Fr. i Norge. (Nytt Magasin for Naturvidenskapene LXXVII, 1937, p. 129—130, 1 fig.)

Huber, H. Tricholoma militare Lasch und Thelephora pallida Fr. ex Pers. im Riesengebirge. (Österr. Zeitschr. f. Pilzkunde II, 1938, p. 51—53.)

Imazeki, R. A rare fungus, Urnula geaster Peck grows in Kyusyu, Japan. (Journ. Japanese Bot. XIV, 1938, p. 680—684, 3 fig.) — Japanisch mit engl. Zusammenfg.

Janisch, E. Wo liegt das Temperaturoptimum bei Pilzen? (Aspergillus niger). (Zentralblatt f. Bakt. etc. II. Abt. CI, 1939, p. 120—138, 10 fig.)

Jørstad, J. Notes on some heteroecious rust fungi (Nytt Magasin for Naturvidenskapene LXXVII, 1937, p. 105—119, 3 fig.)

Jørstad, J. Gymnosporangium on pomaceous fruits in Norway. (l. c., LXXVIII, 1938, p. 121—126, 3 fig.)

Jørstad, J. Introduced rusts in Norway and local rusts infecting introduced hosts. (l. c., p. 153—200.)

Kambayashi, T. Über eine neue Varietät von Scopulariopsis Blochi als Erreger einer Dermatomycose. (Bot. Mag. Tokyo LII, 1938, p. 635—641, 3 fig.)

Karling, J. S. A new fungus with anteriorly uniciliate zoospores: Hyphochytrium catenoides. (Amer. Journ. of Bot. XXVI, 1939, p. 512—519, 18 fig.)

Katser, Annie. Besitzt Botrytis vulgaris antagonistische Eigenschaften gegenüber Phytophthora-Arten und kann sie zur biologischen Bekämpfung derselben herangezogen werden? (Boll. R. Staz. di Patol. Veget. XIX, 1939, p. 75—86, 6 fig.)

LeClerg, E. L. Studies on dry-rot canker of sugar beets. (Phytopathology XXIX, 1939, p. 793—800, 2 fig.)

Lepik, E. Untersuchungen über den Biochemismus der Kartoffelfäulen. II. Über die Rolle der stickstoffhaltigen Bestandteile der Kartoffelknolle bei der Phytophthora-Fäule. (Phytopathol. Zeitschr. XII, 1939, p. 292—311, 6 fig.)

Lineweaver, H. Physical characteristics of cells of Azotobacter, Rhizobium and Saccharomyces. (Journ. Bact. XXXV, 1938, p. 501—509, 2 fig.)

Marchionatto, J. B. Septobasidium saccardinum (Rangel) n. comb. (Rev. Fac. Agron. La Plata ser. 3, XXII, 1938, p. 59—63.)

Marsh, R. W. Observations on apple canker II. Experiments on the incidence and control of shoot infections. (Annals Applied Biology XXVI, 1939, p. 458—469, 2 fig.)

Melin, E. und Lindeberg, G. Über den Einfluss von Aneurin und Biotin auf das Wachstum einiger Mykorrhizenpilze. Vorläufige Mitteilung. (Bot. Notiser 1939, p. 241—245.)

Miller, P. R. Pathogenicity, symptoms, and the causative fungi of three apple rusts compared. (Phytopathology XXIX, 1939, p. 801—811, 3 fig.)

Miller, P. R. The relation of aeciospore germinability and dissemination to time of infection and control of Gymnosporangium juniperi-virginianae on red cedar. (l. c., p. 812—817, 2 fig.)

Munson, R. G. Observations on apple canker I. The discharge and germination of spores of Nectria galligena Bres. (Annals Applied Biology XXVI, 1939, p. 440—457, tab. XXIII, 4 fig.)

Murdia, M. S. Cytological studies of certain members of the family Saprolegniaceae. Part I. (Journ. Indian Bot. Soc. XVII, 1938, p. 301—311, 1 tab.)

Murphy, H. C. Effect of crown and stem rusts on the relative cold resistance of varieties and selections of oats. (Phytopathology XXIX, 1939, p. 763—782, 4 fig.)

Noll, A. Untersuchungen über die Biologie und Bekämpfung des Kartoffelschorfes (Actinomyces). (Landwirtschaftliche Jahrbücher LXXXIX, 1939, p. 41—113, 2 fig.)

Oliveira, Br. d'. Estudos sôbre a Puccinia anomala Rost. III. Acção dos factores ambientes sôbre o comportamento das raças fisiológicas. (Agronomia Lusitana I, 1939, p. 64—87.)

Oort, A. J. P. Inoculation experiments with loose smuts of wheat and barley. (Ustilago tritici and U. nuda.) (Phytopathology XXIX, 1939, p. 717—728, 4 fig.)

Otani, Y. Microbiological studies on the „Nukamiso-pickles". (Zentralblatt f. Bakt. etc. II. Abt. CI, 1939, p. 139—151, 15 fig.)

Pethybridge, G. H. History and connotation of the term „Blattrollkrankheit" (leafroll-disease) as applied to certain potato diseases. (Phytopathol. Zeitschr. XII, 1939, p. 283—291.)

Reeves, E. L., Yothers, M. A. and Murray, C. W. Unusual development of apple perennial canker, following application of toxic wound dressings. (Phytopathology XXIX, 1939, p. 739—743, 1 fig.)

Rennerfelt, E. Beobachtungen über den gegenseitigen Einfluss einiger Pilze aufeinander. (Svensk Bot. Tidskrift XXXII, 1938, p. 332—345, 8 fig.)

Robak, H. Notes on Norwegian wood rots. (Nytt Magasin for Naturvidenskapene LXXVI, 1937, p. 1—4.)

Robak, H. Studies in the biology of wood-destroying Hymenomycetes. I. Contribution to the knowledge of homothally and heterothally in some species of Thelephoraceae and Polyporaceae. (l. c., p. 5—13.)

Robak, H. Studies in the biology of wood destroying Hymenomycetes. II. The ability of haploid mycelia to produce rot. (l. c., p. 15—20.)

Robak, R. Note on decay in ground-wood pulp and a new causal organism, Corticium calceum Fr. (Botaniska Notiser 1938, p. 113—120, 1 fig.)

Roubaud, E. et Descazeaux, J. Action de certains champignons prédateurs sur les larves des Strongylidés du cheval. (Bull. Soc. Path. exot. XXXII, 1939, p. 290—295, 1 tab.)

Sadasivan, T. S. Succession of fungi decomposing wheat straw in different soils, with special reference to Fusarium culmorum. (Annals Applied Biology XXVI, 1939, p. 497—508, 2 fig.)

Sandu-Ville, C. Exosporium deflectens Karst. auf Blättern von Juniperus communis L. in Rumänien. (Bull. de la Section Scientif. de l'Académie Roumaine XXI, 1939, no. 5—6, 4 pp.)

Săvulescu, Olga. Une maladie du riz récemment constatée en Roumanie. (Bull. de la Section Scientif. de l'Académie Roumaine XX, 1938, no. 8—10, 11 pp., 11 fig.)

Săvulescu, Tr. Nouvelle contribution à la connaissance des Péronosporacées et Ustilaginacées de Roumanie. (Bull. de la Section Scientif. de l'Académie Roumaine XX, 1938, no. 7, 7 pp., 9 fig.)

Săvulescu, Tr. Contribution à la connaissance des Urédinées de Roumanie. (l. c., XXI, 1939, no. 3—4, 11 pp., 10 fig.)

Săvulescu, Tr. şi Sandu-Ville, C. Încercări pentru stabilirea raselor fiziologice la cele doua specii de Tilletia ce produc malura grâului în România. (Annales de l'Institut de Recherches agronomiques de Roumanie X, 1938, p. 517—631) — rumänisch mit deutscher Zusammenfg.

Schaal, L. A. Penetration of potato-tuber tissue by Rhizoctonia solani in relation to the effectiveness of seed treatment. (Phytopathology XXIX, 1939, p. 759—740, 1 fig.)

Seeler, E. V. Thyronectria denigrata (Winter) Seaver, the cause of disease in Gleditschia. (Journ. Arnold Arboretum XX, 1939, p. 114—115.)

Simmonds, J. H. Alternaria passiflorae n. sp., the causal organism of brown spot of the passion vine. (Proc. R. Soc. Queensland IL, 1937, p. 150—151, 1 tab.)

Smith, D. J. and Smith, C. O. The use of special media for sporulation of fungi. (Phytopathology XXIX, 1939, p. 821.)

Tai, F. L. and Cheo, C. C. Notes on Chinese fungi VIII. (Bull. Chin. bot. Soc. III, 1937, p. 53—69, 2 tab.)

Thirumalachar, M. J. On the morphology, cytology and parasitism of Uromyces Hobsoni Vize. (U. Cunninghamianus Barc.) (Journ. Indian Bot. Soc. XVII, 1938, p. 295—299, 5 fig.)

Thirumalachar, M. J. Rust on Jasminum grandiflorum. (Phytopathology XXIX, 1939, p. 783—792, 3 fig.)

Thompson, A. Notes on plant diseases in 1937—1938. (Malay Agric. Journ. XXVII, 1939, p. 86—98, 6 fig.)

Tompkins, C. M., Ark, P. A., Tucker, C. M. and Middleton, J. T. Soft rot of pumpkin and watermelon fruits caused by Pythium ultimum. (Journ. Agric. Research LVIII, 1939, p. 461—475, 3 fig.)

Ulbrich, E. Über einen bemerkenswerten Fall von geotropischer Hymenial-Regeneration bei einer Polystictus Art. (Ber. Deutsch. bot. Ges. LVII, 1939, p. 241—246, tab. VII.)

Unamuno, L. M. Notas micológicas. (Bol. de la Soc. Española de Hist. Nat. XXXVII, 1937, p. 65—77, 7 fig.)

Verona, O. e Ciferri, R. Revisione dei lieviti asporigeni del genere Sporobolomyces Kluyver et van Niel. (Atti Istit. Bot. Univ. Pavia ser. IV, X, 1938, p. 241—255.)

Weise, R. Über eine durch Fusarium culmorum (W. G. Sm.) Sacc. hervorgerufene Spargelfusskrankheit. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. IL. 1939. p. 15—40, 4 fig.)

Wenzl, H. Echter Mehltau auf Cyclamen persicum. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. IL, 1939, p. 566—567.)

Winter, G. Der Einfluss der physikalischen Bodenstruktur auf den Infektionsverlauf bei der Ophiobolose des Weizens. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. IL, 1939, p. 513—559, 1 fig.)

Wood, F. C. Studies on „damping off" of cultivated mushrooms and its association with Fusarium species II. (Phytopathology XXIX, 1939, p. 728—739, 4 fig.)

Wright, E. Further investigations of brown-staining fungi associated with engraved beetles (Scolytus) in white fir. (Journ. Agric. Research LVII, 1938, p. 759—773, 6 fig.)

Zach, F. Studien an Scopulariopsis- und Mastigocladium-Arten. (Österr. bot. Zeitschr. LXXXVIII, 1939, p. 200—209, 3 fig.)

Dahl, E. Interesting finds of lichens in Norway. (Botaniska Notiser 1938, p. 127—138, 1 fig.)

Degelius, G. Flechten aus der Insel Moskenesøy. Ein Beitrag zur Kenntnis der Flechtenflora im äussersten Lofoten. (Botaniska Notiser 1938, p. 269—293.)

Faegri, K. Notes on the distribution of the genus Lichina in Northern Europe. (Botaniska Notiser 1938, p. 140—151, 4 fig.)

Lynge, B. Et lite bidrag til Faerøenes lavflora. (Botaniska Notiser 1938, p. 139—140.)

Magnusson, A. H. New or otherwise interesting Swedish Lichens. IX. (Botaniska Notiser 1937, p. 124—140.)

Satô, M. M. Enumeratio lichenum insulae Formosae. V. (Journ. Japan. Bot. XIV, 1938, p. 783—791, 3 fig.) — Japanisch.

Størmer, P. A lichen growing on mushrooms. (Nytt Magasin for Naturvidenskapene LXXVII. 1937, p. 131—132.)

Inhalt.

Seite

Lohwag, H. Mykologische Studien. XVI. Tuberineen-Studien 455

Neue Literatur 505

(Ausgegeben am 30. November 1939.)

Schriftwalter: H. Sydow, Berlin. — Druck: August Hopfer, Burg b. M.
Verlag: R. Friedländer & Sohn, Berlin.